

Mykologische Untersuchungen und Berichte

Von

Dr. Richard Falck

Professor der Mykologie an der Kgl. Forstakademie Hann.-Münden

Zweites Heft

Mit 40 Abbildungen im Text und 11 Tafeln

Inhalt:

- 5. Ueber die Sporenverbreitung bei den Ascomyceten. I. Die radiosensiblen Discomyceten.**
Von Dr. Richard Falck. Mit 2 Tafeln und 14 Abbildungen. (S. 77—145.)
- 6. Beiträge zur Biologie und Systematik einheimischer submerser Phycomyceten.**
Von M. v. Minden. Mit 8 Tafeln und 26 Abbildungen. (S. 146—255.)
- 7. Die Bindung des Luftstickstoffs durch Mikroorganismen.**
Von Dr. Eddeibüttel. Mit 1 Tafel. (S. 256—300.)



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1916

C. 8. VIII. 11
P. L. 10. XI. 16.

Dupl. presented by KL 7/8/28

28 JAN 1992

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

FALCK, R.

Mykologische Untersuchungen und Berichte.

Von Dr. Richard

Falck, Prof. der Mykologie an der Kgl. Forstakademie in Hann.-Münden. Erstes Heft. Mit 30 Abbildungen im Text und 13 Abbildungen auf 3 Tafeln. (76 S. gr. 8^o) 1913.

Preis: 6 Mark

Inhalt: 1. Oertliche Krankheitsbilder

Prof. Dr. R. Falck

In answer to an enquiry dated
Nov. 23, 1921, re the publication of
^{part} Vol. III of Falck's Mykologische
Untersuchungen, Gustav Fischer
replied on Dec. 1, 1921, that there
was no immediate prospect of
its appearance.

Dec. 5, 1921.

in
ur
Wun
de
all
Be
ku
Le
ma
und

Ha

und
Hau
Von
Prof
Wae
Ric

Beitr

Grund
Von
undBauh
Holzv
— Di
köpfe
König

Beitra

6
Mit Z
73 Abl7
(V, 20

Vorwort.

Die Fertigstellung des 2. Heftes der vorliegenden Mykologischen Untersuchungen ist durch den Krieg zwar sehr verzögert, aber dank dem Entgegenkommen des Verlages nun doch so weit gefördert worden, daß das Heft zugleich mit den Frühjahrspilzen erscheinen kann, deren Sporenverbreitung unter der Reizwirkung der Sonnenstrahlung in der ersten Arbeit behandelt worden ist.

Die Abhandlung des Herrn Dr. EDELBÜTTEL in Hamburg dürfte mit Rücksicht auf die Bedeutung der Stickstofffrage von Interesse sein. Dem Wunsche des Autors, seine Ausführungen durch Abbildungen der wichtigsten stickstoffbindenden Bakterien auf einer Tafel zu ergänzen, ist vom Herrn Verleger gern entsprochen worden. Da Herr EDELBÜTTEL im Felde steht, konnten die letzten Korrekturen nicht mehr von ihm erledigt werden.

Auch für meinen Freund v. MINDEN, der als Marineoffizier dem Vaterlande dient, habe ich die letzten Korrekturen erledigt. Ich glaube auch in seinem Sinne zu handeln, wenn ich hier noch kurz einige allgemeine Gesichtspunkte hervorhebe, die mit Rücksicht auf die Ergebnisse seiner Studien doch wohl der besonderen Betonung wert und geeignet sind, den diesbezüglichen Wert der jahrelangen Beobachtungen dieses Forschers in das rechte Licht zu setzen.

Bei der vergleichenden Betrachtung der neu beschriebenen Arten, die den höchstorganisierten Formen der unter Wasser lebenden Fadenpilze angehören, zeigt sich ganz auffällig die stufenweise Rückbildung der geschlechtlichen Organe: Die Gattung *Rhipidium*, insbesondere *Rh. Americanum* und *Thaxteri*, bildet die Oogonien noch ganz gleichwertig neben den Sporangien, aber schon bei *Rhipidium europaeum* ist das Zurücktreten der Oogonien (vgl. Taf. IV und V) auffällig, und bei derselben Art beginnt nun auch die Spaltung des ungeschlechtlichen Sporangiums in zweierlei Formationen (Fig. 5, S. 172). Es tritt hier zum erstenmal eine neue Sporangienform auf mit auffallend verstärkter Membran, etwas veränderter Formausbildung und abweichender Biologie. v. MINDEN berichtet nämlich, daß sich dieser neue Sporangientyp als Ganzes von der Pflanze ablösen könne und wahrscheinlich für die Erhaltung der Art unter ungünstigen Verhältnissen Bedeutung habe.

Bei *Araiospora spinosa*, die mit ihrem schlauchartig verbreiterten Thallus und der doldenartigen Gliederung des Fruchstandes dem *Rhipidium Thaxteri* verwandtschaftlich wohl sehr nahe steht, tritt uns

diese Spaltung dann schon in vollendeter Form entgegen. Beide Sporangienformen werden hier ganz gleichwertig nebeneinander gebildet, dagegen sind die Oogonien schon so stark in Rückbildung geraten, daß es Herrn v. MINDEN bei seinem jahrelangen Suchen nur ein einziges Mal gelungen ist, sie zu beobachten. Es ist dies insofern ein glücklicher Fund, als er uns den Beweis vervollständigt, daß es sich bei den gehörnten Dauersporen tatsächlich um ungeschlechtliche, von den Sporangien abzuleitende Bildungen handelt. Das Wesen der Abänderung besteht darin, daß die Sporangiumentwicklung in einem gewissen Stadium unterbrochen wird und die Sporangiumanlage sich als Ganzes sporenartig von der Mutterpflanze ablöst. Erst nach einer Ruhepause bzw. bei Eintritt gewisser günstiger Bedingungen wird die unterbrochene Entwicklung fortgesetzt, werden Zoosporen gebildet und entlassen wie bei einem normal gebildeten Sporangium. Das Sporangium wird hier also zur Spore, die nach dem Ort ihrer Bildung und der Art der Loslösung als Konidie, nach ihrer Entwicklungsgeschichte als encystierte Sporangienanlage oder Chlamydospore zu bezeichnen wäre. Diese neue Sporenformation, welche das Wesen einer Konidie und Chlamydospore in sich vereinigt, vollzieht hier für den Organismus ganz offensichtlich die Funktion der Oogonien, deren Bildung überall dort zurücktritt bzw. vollständig unterdrückt wird, wo diese neue Sporenform hervortritt. Daraus kann wohl mit Recht gefolgert werden, daß die Oogonien — bei den Zygosporien der Mucorineen verhält es sich ganz ähnlich — nur insoweit sie die Funktion von Dauerzuständen haben, für diese Organismen vitale Bedeutung haben.

Bei den Arten von *Blastocladia* ist die beschriebene Entwicklungsrichtung bereits vollendet. Oogonien und Antheridien werden überhaupt nicht mehr, ungeschlechtliche Dauersporen allgemein gebildet. Nur bezüglich der phylogenetischen Ableitung der letzteren besteht noch keine Sicherheit, obwohl Form und Bildungsweise sowie der Präzedenzfall von *Araiospora* ihre Ableitung von den Sporangien nahelegen, die ja auch (bei der Entleerung sichtbar) doppelte Membranen bilden können. Aber wenn wir diese Sporenform auch von den Oogonien herleiten, bleibt die Rückbildung der Antheridien und der sexuellen Vorgänge erst recht bezeichnend. Mit der Familie der Blastocladiaceen ist nun aber der Höhepunkt in der Entwicklung erreicht, sie wird von v. MINDEN daher an das Ende der ganzen Reihe gestellt und durch den gänzlichen Schwund der sexuellen Organe und das ausschließliche Auftreten ungeschlechtlich erzeugter Dauerzustände den vorangestellten Familien gegenüber gekennzeichnet.

Obwohl schon bei den früher beschriebenen Saprolegniaceen die stufenweise Rückbildung der Antheridien und der Befruchtungsvorgänge bekannt war, hat jetzt erst v. MINDEN durch seine neuen Funde und seine Beobachtungen auch für die Wasserpilze im allgemeinen das bestätigt, was BREFELD als ein wesentliches Resultat seiner langjährigen Untersuchungen bei den landbewohnenden Pilzen immer wieder hervorgehoben hat: die Rückbildung der geschlechtlichen und die Neubildung ungeschlechtlicher Fruchtkörper (durch Spaltung der letzteren) im phylogenetischen Entwicklungsgange der Pilze.

Hannöversch-Münden im April 1916.

Prof. Falck.

Ueber die Sporenverbreitung bei den Ascomyceten.

I. Die radiosensiblen Discomyceten.

Von

Dr. Richard Falck.

Mit 2 Tafeln und 14 Abbildungen.

I. Teil: Ueber das Sporenwerfen und die Reizempfindlichkeit des Hymeniums.

Inhalt.

	Seite
I. Teil: Ueber das Sporenwerfen und die Reizempfindlichkeit des Hymeniums	79
1. Einleitung	79
a) Fragestellung und Ergebnisse	79
b) Sporengewinnung bei Gyromitra	80
c) DE BARYs Ergebnisse	81
d) Ueber den Einfluß des Wassergehaltes der Früchte auf die Sporenentleerung	82
2. Bestrahlung als auslösender Reiz für das Sporenwerfen	83
a) Vorversuche	83
b) Belichtungsversuche	85
c) Die vorwiegende Bedeutung der Wärmestrahlen	85
d) Einfluß der Intensität der Wärmestrahlung	87
e) Dauer des Sporenwerfens bei der Bestrahlung	87
f) Quantität der ejakulierten Sporen	88
3. Wirkung der Wärme	88
a) Vorversuche	88
b) Temperatursteigerung und Zahl der geworfenen Sporen	89
c) Ueber die Eigenwärme der Morchelfrüchte	92
d) Mikroskopische Beobachtungen, Ejakulation unter Wasser, Reizaufnahme und Reizleitung	93
4. Einflüsse der Reifung	95
a) Die vorkommenden Reifezustände und das Nachreifen gepflückter Früchte	95
b) Das weitere Verbleiben reifer Früchte in ungereiztem Zustande	95
c) Reaktion halbreifer Früchte	96
d) Variation der Reizschwelle des Aseus nach dem Reifungs- und dem Reizzustand	97

	Seite
e) Zustand der Ueberreifung	98
f) Die Reifungsfolge der Asken und ihre verschiedene Lebensdauer . . .	98
g) Bildungsphase und Sensibilitäts- (Reizreifungs-)Phase	99
h) Sensibilitätssteigerung und Hypersensibilität	100
i) Rhythmisches Stäuben	100
k) Ueberreizung der Früchte	101
5. Weitere Beobachtungen und Ableitungen über die Reizwirkung bei Beson- nung und Bewärmung	102
a) Temperatursteigerung und Stäuben unter dem Einfluß der Besonnung . .	102
b) Temperaturerhöhung lebender und getrockneter Morchelfrüchte unter dem Einfluß der Bestrahlung	103
c) Einfluß der Temperatur des Hymeniums und seines Wassergehaltes auf die Reaktion des Stäubens bei der Bestrahlung	104
d) Temperaturwerte der Mycelien und Früchte	105
e) Wirkung ultramaximaler Temperaturen	106
f) Wirkung chemischer Abtötungsmittel auf die Sporenejakulation . . .	107
g) Die Vorgänge bei der Sporenejakulation unter verschiedenen Bedingungen	108
h) Vitale Hemmung und Hemmungsbeseitigung	109
i) Analoge Erscheinungen	111
k) Allgemeines über den Wärmeaustausch eines Körpers durch Strahlung und Leitung	111
A. Durch Strahlung	111
1. Die Wärmeaufnahme des Fruchtkörpers	111
2. Wärmeabgabe durch Strahlung	111
B. Durch Leitung	112
1. Die Wärmeaufnahme, 2. Wärmeabgabe	112
l) Schwarze Körper in der Natur	112
6. Beobachtungen an Vertretern anderer Gattungen und Gattungstypen . . .	113
1. Gyromitren	113
a) Falten- und Warzenform von <i>Gyromitra esculenta</i>	113
b) März- und April-Lorchel	114
2. <i>Verpa</i>	115
3. <i>Morchella</i> -Arten	116
4. <i>Discina radiosensilis</i>	119
5. <i>Helvella</i> -Typen	121
6. <i>Geoglossaceen</i>	122
7. Gattungstypen der radiosensiblen <i>Discomyceten</i>	123
8. Zur Biologie der radiosensiblen <i>Discomyceten</i>	122
9. Reizungsperiode und Sporenverbreitungsdauer bei den radiosensiblen Frühjahrs- <i>Discomyceten</i>	126
II. Teil: Sporenverbreitung	128
A. Der Austritt der Sporen aus dem Hymenium	128
1. Ueber die Wurfhöhe der Morchelsporen	128
2. Schleuderhöhe und Sporenverbreitung bei verschiedener räumlicher Orien- tierung und Höhenlage des Hymeniums	129
3. Temperaturströmungen sichern den Austritt der Sporen aus den bestrahlten Kammern und Faltengängen der Morcheln bei normaler Hymeniallage .	133
4. Luftströmungen im Hymenial durch eigene Wärmebildung bei den <i>Basidio-</i> <i>myceten</i>	135
5. Das Aufsteigen von Sporen mit der Erdluft	135

	Seite
B. Ueber die weitere Verbreitung der Sporen unter dem Einfluß der Bestrahlung	136
1. Verbreitung in Glaszylindern	136
2. Verbreitung in größeren Räumen	137
3. Direkte Beobachtung der Bewegung ejakulierter Verpa-Sporen in geschlossenen Glaszylindern	138
4. Beobachtungen über den Einfluß der Luftstromgeschwindigkeit, der Größenordnung der Sporen, der Fallraumhöhe (und Stiellänge) und der Hemmung der Luftstromgeschwindigkeit beim Bestreichen der Oberfläche fester Körper	139
C. Anhang: Einstellungen zur Nutzung der Strahlung für die Sporenverbreitung bei den Basidiomyceten	141
a) Bewärmungsversuche im Schrank mit <i>Coprinus micaceus</i>	142
b) Versuche mit <i>Coprinus micaceus</i> und <i>atramentarius</i> im Dunkelzimmer	143
c) Sporenverbreitungsversuche mit <i>Coprinus sterquilinus</i> vom Juli 1905	144
d) Desgleichen mit <i>Psatyrella disseminata</i> -Früchten	144

I. Einleitung.

a) Fragestellung und Ergebnisse.

In meiner Arbeit über die Sporenverbreitung bei den Basidiomyceten (in COHNS Beiträgen zur Biologie der Pflanzen, Bd. 9, Heft 1, Breslau 1904) befindet sich auf der Tafel II in Fig. 7 das Sporenverbreitungsbild einer Lorchel. Ich hatte damals konstatiert, daß die Sporen, welche der Lorchelfruchtkörper in einem geschlossenen Schrank selbsttätig auswirft, rings um denselben einen verhältnismäßig eng begrenzten Sporenhof bilden. Sie wurden über eine wenige Zentimeter breite Zone hinaus nicht verbreitet und waren auf den im ganzen Schrank verteilten Fanggläsern nicht oder nur vereinzelt festzustellen. Ganz anders verhielten sich bekanntlich die großen Fruchtkörper verschiedener Basidiomyceten, deren Sporen im ganzen Schrank verteilt wurden und auf allen Fangflächen als gleichmäßiger Sporenbelag auftraten.

Ich habe mich nun der Frage zugewendet, wie diese Ascomyceten die Sporen in der Natur verbreiten, und durch Beobachtung an den Orten ihres Wachstums im Freien konstatieren können, daß ein Sporenhof, wie er in meinen Versuchen im Schrank nachgewiesen wurde, dort in der Regel ebensowenig angetroffen wird, wie die bekannten Sporenfallbilder der Herbarien bei den Basidiomyceten. Es entstand hiernach die Aufgabe, die Verhältnisse der Sporenverbreitung

der größeren Ascomyceten genauer zu studieren und die Bedingungen festzustellen, unter welchen das Auswerfen der Sporen und ihre weitere Verbreitung natürlich erfolgt.

Die Untersuchungen wurden zuerst vorzugsweise mit den Fruchtkörpern der Speisemorchel oder Lorchel (*Gyromitra esculenta*) durchgeführt, dann auch auf Arten aus anderen Klassen und Gruppen der Ascomycetenreihe ausgedehnt. Es mag gestattet sein, hier gleich das Hauptresultat voranzuschicken: mit Bezug auf die Physiologie der Sporenverbreitung müssen wir 2 Gruppen von Ascomyceten unterscheiden, die reizempfindlichen (*Ascomycetes sensibiles*), die ihre Sporen unter der Einwirkung bestimmter äußerer Reize auf das Hymenium austreuen, und die reizunempfindlichen¹⁾ (*A. insensibiles*), die ebenso wie die Basidiomyceten ihre Sporen kontinuierlich und unabhängig von äußeren Einwirkungen werfen. Die ersteren umfassen die Familien mit den zur Zeit der Reife offenen Hymenien, die bereits als Discomyceten zusammengefaßt werden, die letzteren die Pyrenomyceten, deren Asci dauernd in einem Behälter (*Peridium*) eingeschlossen bleiben. Daß die noch übrigen Familien der Ascomyceten: die Gymnoasceen, Perisporiaceen, Tuberaceen und Elaphomyceten, deren Asci überhaupt nicht mehr die typische Funktion der Sporenejakulation vollziehen, als funktionslose Reihen von den physiologisch „aktiven“ Ascomyceten abzutrennen sind, ist bereits an früherer Stelle betont worden.

b) Sporengewinnung bei *Gyromitra*.

Meine Versuche begannen 1904 mit der Fragestellung, größere Sporenmengen von einem *Gyromitra*-Fruchtkörper zu gewinnen. Es ergab sich damals die folgende Methode:

Der Fruchtkörper wurde mit seinem Stiel in Wasser (oder feuchten Sand) gestellt, der hymenium-tragende Teil blieb frei an der Zimmerluft. Das Gewebe des Fruchtkörpers saugt das Wasser wie ein Schwamm auf und leitet es sehr schnell dem Hymenium zu, dessen Oberfläche ein glänzendes, wassergefülltes Aussehen annimmt.

Rings um den Fruchtkörper wurden mit Hilfe von Drahtge-

1) Ueber die Sporenverbreitung der unempfindlichen Ascomycetenreihe ist an dem Beispiel von *Claviceps* — Ueber die Luftinfektion des Mutterkorns und die Verbreitung pflanzlicher Infektionskrankheiten durch Temperaturströmung (*Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen*, 1911) — bereits berichtet worden.

stellen Fanggläschen in einer Entfernung von $\frac{1}{2}$ —1 cm über den Hymenialflächen befestigt und das Ganze im geheizten Zimmer belassen. Während Fruchtkörper, denen kein Wasser zugeführt wird, in der trockenen Zimmerluft schnell abtrockneten und nur geringe Sporenmengen abwarfen, behielt der in Wasser gestellte Fruchtkörper auch an der Oberfläche den maximalen Wassergehalt, und es konnten im Laufe mehrerer Tage beträchtliche Sporenmengen auf den Gläschen gesammelt werden. Der Wassergehalt der käuflichen Morcheln ist ein recht verschiedener. Da sie in der Regel bei trockenem Wetter gesammelt werden und das Wasser schnell verdunsten, sind die auf dem Markte erhältlichen Früchte meist wasserarm.

c) DE BARYS Ergebnisse.

Schon diese ersten Beobachtungen decken sich nicht mit früheren Forschungsergebnissen. Was DE BARY in seiner vergleichenden Morphologie und Biologie der Pilze (1884) hierüber mitteilt, mag uns hier gleich in den seitherigen Stand der Beobachtungen einführen.

„In reifen Hymenien von *Peziza*, *Helvella*, *Morchella*, *Bulgaria*, *Exoascus* und jedenfalls der Mehrzahl der übrigen Discomyceten werden fortwährend einzelne Asci sukzessive entleert. Befindet sich der Pilz in abgeschlossener feuchter Luft, so findet man auf einer vor das Hymenium gebrachten Glasplatte nach kurzer Zeit Sporen, meist zu je 8 in einem Flüssigkeitströpfchen liegend, und allmählich wird die Platte immer dichter bestreut. Außer dieser allmählichen Entleerung zeigen aber viele Discomyceten die Eigentümlichkeit, zu stäuben, d. h. plötzlich eine große Wolke von Sporen auszustoßen, wenn man sie erschüttert oder den Behälter öffnet, in dem sie aufbewahrt werden. Das Stäuben hat selbstverständlich in der gleichzeitigen Entleerung zahlreicher Asci seinen Grund. Die Pilze, welche die Erscheinung zeigen — *Peziza acetabulum*, *P. sclerotiorum*, *Helvella crispa* dienten mir vorzugsweise zu meinen Versuchen — stäuben nicht, wenn man sie feucht und in wasserreicher, ruhiger, durch eine Glasglocke abgeschlossener Luft kultiviert; es erfolgt unter diesen Bedingungen nur die stetige allmähliche Entleerung. Solange der Pilz von abgeschlossener, wasserreicher Luft umgeben bleibt, tritt auch bei noch so starker Erschütterung kein Stäuben ein, mag der Pilz im Dunkeln oder im Tageslicht gehalten, oder aus der Dunkelheit plötzlich in diffuses oder direktes Sonnenlicht gebracht werden. Dagegen stäubt der Pilz, sobald er aus dem feuchten Raum in trockene Luft gebracht wird. Ist das Hymenium nur mäßig feucht, so daß es von den vorstehenden reifen Schlauchspitzen matt bereift oder fein flaumig aussieht, so tritt das Stäuben wenige Sekunden nach Entfernung der Glasglocke oder sonstigen Bedeckung ein. Wurde der Pilz sehr naß gehalten, so ist das Hymenium von einer dünnen Wasserschicht überzogen, daher mehr oder minder glänzend und dunkler gefärbt als im mäßig feuchten Zustand. Das Stäuben erfolgt an solchen Hymenien erst dann, wenn die Wasserschicht abgedunstet und das matt-flaumige Aussehen eingetreten ist. Man kann es beschleunigen, wenn man die Verdunstung beschleunigt.

Aus diesen Tatsachen geht hervor, daß plötzlicher Wasserverlust die nächste Ursache des Stäubens ist. Da letzteres bei nicht nassen Hymenien momentan eintritt, wenn die trockene Luft mit dem Pilze in Berührung kommt, so kann die Wasserent-

ziehung nicht dadurch das Stäuben verursachen, daß sie etwa ein Schrumpfen, eine Kontraktion des ganzen Hymeniums und hierdurch eine Vermehrung des auf die Asci von außen wirkenden Druckes hervorbringt. Es ist nicht möglich, daß solches in irgend erheblichem Maße in einer oder wenigen Sekunden eintritt, und durch einfache Versuche und Messungen überzeugt man sich leicht, daß der von außen wirkende Druck, unter welchem die Asci stehen, bei länger dauernder Austrocknung anfangs nicht vermehrt wird und später bedeutend abnimmt, daß er vielmehr in dem Maße steigt, als das Hymenium Wasser aufsaugt.

Der Wasserverlust kann daher nur dadurch das Stäuben verursachen, daß er den Spannungszustand in dem einzelnen Ascus ändert; sei es indem er eine Verminderung der Dehnung der Seitenwand bewirkt und somit den Druck der Inhaltsflüssigkeit auf die Rißstelle erhöht; sei es, indem er die Widerstandsfähigkeit der Rißstelle gegen den gleichbleibenden Druck aufhebt. Die Richtigkeit dieser Erklärung wird durch die Beobachtung erwiesen, daß die Ejakulation auch dann erfolgt, wenn man auf reife, freipräparierte, in wenig Wasser liegende Asci plötzlich wasserentziehende Reagentien (Alkohol, Glycerin) einwirken läßt.

Nach dem Gesagten ist es wohl unzweifelhaft, daß Bewegungen und Erschütterungen auf das Stäuben nur insofern Einfluß haben, als sie das Abtrocknen beschleunigen. Man kann ein Hymenium, welches eben gestäubt hat, öfters zu abermaligem Stäuben bringen, wenn man den Pilz rasch hin und her bewegt und hierdurch die noch minder vollkommen reifen Asci zum Platzen bringt. Dann aber, und oft schon nach dem ersten Stäuben, ist eine Ruhe von wenigstens mehreren Stunden notwendig, um so viele reife Asci zur Reife kommen zu lassen, daß das Stäuben beobachtet werden kann.

Die Erscheinung des Stäubens fehlt manchen Discomyceten gänzlich, so konnte ich sie zum Beispiel nicht hervorrufen bei *Peziza pitya*, *Morchella esculenta*, *Exoascus pruni*; bei den meisten tritt sie allerdings leicht ein; außer bei den schon genannten Arten habe ich sie selbst beobachtet bei *Peziza melaena*, *tuberosa*, *aurantia*, *cupularis*, *badia*, *confluens*, *Rhytisma acerinum*. Viele andere Beobachtungen finden sich seit *Micheli* aufgezeichnet“. Mit und seit *DE BARY* glaubt man also, daß gewisse hygroscopische Eigenschaften der Ascusmembran ohne Beziehung zum lebenden Plasma den Eintritt der Ejakulation bedingen.

d) Ueber den Einfluß des Wassergehaltes der Früchte auf die Sporenentleerung

wurden im Verlauf der Untersuchungen noch die folgenden Versuche angestellt, die ich hier mit Rücksicht auf *DE BARYS* Ergebnisse voranstelle.

Ein Fruchtkörper von *Gyromitra esculenta* wurde in 3 gleiche Teile geteilt und die Hymenien in verschieden feuchter Luft geprüft. Es wurden 3 Exsikkatoren verwendet; der eine wurde mit Chlorcalcium beschickt, der zweite innen mit feuchtem Fließpapier ausgekleidet, der dritte unbeschickt verwendet. Die 3 Morchelhymenien wurden nun in den 3 Exsikkatoren flach auf den Siebboden gelegt und die nach oben gerichtete Fläche des Hymeniums mit Fanggläschen bedeckt. Resultat: Die in der feuchten und im unbeschickten Exsikkator bei Zimmertemperatur aufbewahrten Hymenien hatten verhältnismäßig viel Sporen ausgeworfen, während in dem mit Chlorcalcium beschickten Raum nur wenige Sporen auf den Gläschen festzustellen waren; das Hymenium war hier ausgetrocknet und abgestorben.

Wurden die Hymenien einer noch stärkeren Wasserentziehung unterworfen, durch Vermehrung der Chlorcalciummenge, dann konnte die Abtötung und das Trocknen der Hymenien im kühlen Zimmer erreicht werden, ohne daß Sporen zur Entleerung kamen.

Es wurde also festgestellt, daß schnelles Austrocknen die Entleerung der Sporen fast vollständig verhindert. Wenn man sporen-

reife Ascomyceten konservieren will, ohne daß sie den Inhalt ihrer Asken entleeren, wie dies z. B. für die zu Speisezwecken verwendeten Arten in Betracht kommt, so gibt es nur das eine Mittel, sie möglichst schnell, mit Hilfe von Wasser entziehenden Substanzen oder im Vakuum bei möglichst niedriger Temperatur zu trocknen¹⁾. Andererseits erfolgte das Stäuben bei allen nachfolgenden Versuchen auch in dampfgesättigten geschlossenen Räumen, selbst unter Wasser in mikroskopischen Schnitten.

2. Bestrahlung als auslösender Reiz für das Sporenwerfen.

a) Vorversuche.

Schon meine ersten Beobachtungen über die Sporenausstreung zeigten, daß dieselbe hier bei den Discomyceten grundsätzlich anders verläuft als bei den Basidiomyceten. Bei diesen ist der Sporenwurf ein kontinuierlicher, von Zeit und Temperatur gesetzmäßig bestimmter, von äußeren Reizeinflüssen vollkommen unabhängiger. Bei den Discomyceten ist das Auswerfen der Sporen dagegen ein scheinbar ganz unregelmäßiges, oftmals erhält man leicht Sporen und beobachtet ein mehr oder weniger starkes Stäuben, ein anderes Mal ist es überhaupt nicht möglich, die Ejakulation zu beobachten, meist werden vereinzelte Asken in unregelmäßiger Zahl und Folge entleert und die Sporen hier und da auf dem Fanggläschen zu 8 zusammen gelagert, angetroffen. Jedenfalls waren in keinem Falle irgendwelche Regelmäßigkeiten im Sporenwurf der Asci und in der Entleerung des ganzen Hymeniums zu konstatieren.

Erst im März 1904 kam ich beim Anblick der ersten Morcheln mit ihrer dunklen welligen Oberflächenbildung auf den Sinn dieser Gestaltungen. Ich hatte früher festgestellt (l. c.), daß die Fruchtkörper bestimmter Arten von Basidiomyceten durch eigene Wärmebildung die Temperatur ihres Hymenials überhöhen und dadurch selbsttätig Luftströmungen erzeugen können, welche die Verbreitung der von ihnen geworfenen Sporen aus dem engeren Raumbezirk ihres meist versteckten Fruchtkörperstandortes in den umgebenden größeren Luftraum sichern.

1) Das übliche Verfahren, diese Pilze an der Sonne oder unter Anwendung von Wärme zu trocknen, ist zu verwerfen, wenn es sich nicht um junge Fruchtkörper handelt, die noch keine sporenreifen Schläuche enthalten. Als wertvollstes Material für die Konservierung und für Genußzwecke überhaupt müssen die kurz vor der Askenreife befindlichen Zustände der Ascomyceten-Fruchtkörper betrachtet werden.

Hier schloß nun der Gedanke an, daß diese Organisationstypen direkte Einstellungen zur Nutzung der in der Natur für die Erzeugung der Temperaturströmungen stetig wirkenden Sonnenstrahlung zum Ausdruck bringen. Unter diesem Gesichtspunkte erschienen mir die Morchelfrüchte nach dem Bau ihres Hymenials und seiner Oberflächengestaltung als organische Perzeptoren der strahlenden Energieform, und ich gewann so das Verständnis für den Sinn dieser seither rätselhaften Pilzgestalten.

Diese Auffassung leitete schon meine ersten Experimente: Ich nahm einen Glasstab, erwärmte ihn in der Bunsenflamme und näherte ihn dem Hymenium der *Gyromitra esculenta*. Das Hymenium

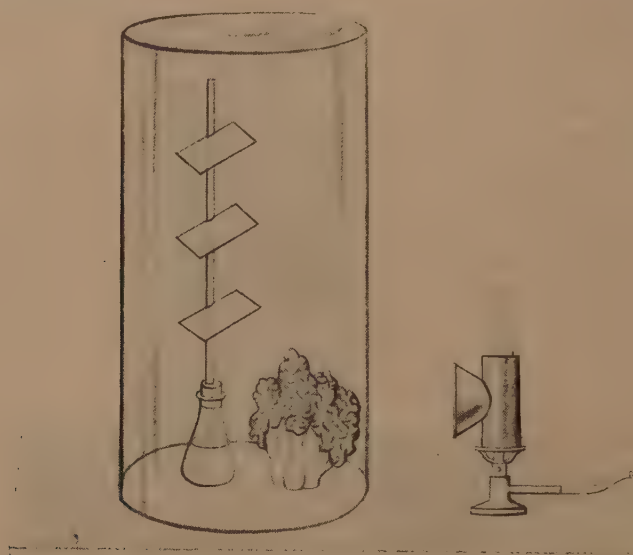


Fig. 1. Sporenverbreitungsversuch: Bestrahlung mit der Lampe. Im Innern des Glaszylinders die Lorchelfrucht, daneben die Fanggläschenetage. (Olga Falck fec.)

begann an der betreffenden Stelle nach einer Einwirkungszeit von wenigen Sekunden zu stäuben, während die übrigen Stellen keine Sporen auswarfen. Dieses makroskopisch sichtbare Stäuben dauerte so lange an, wie der Glasstab eine höhere Temperatur beibehielt. Es konnte dann auch nach Entfernen des Glasstabes noch eine Zeitlang eine Nachwirkung beobachtet werden, bis sich allmählich wieder der frühere Ruhezustand einstellte. Wurde der Glasstab von neuem erwärmt und derselben Stelle wiederum genähert, dann begann das Stäuben von neuem, und dieselbe Erscheinung konnte auch an jeder

anderen Stelle des Fruchtkörpers oder an beliebigen anderen sporenreifen Früchten hervorgerufen werden, während die Annäherung wasserentziehender Substanzen keine Reaktion auslöst.

Es war nach den obigen Voraussetzungen naheliegend, die Wirkung des erwähnten Glasstabes auf die von ihm ausgehende Wärmestrahlung zurückzuführen, und die folgenden Versuche gingen darauf aus, dies zu erhärten und die Wirkung der Wärmestrahlung etwas näher zu studieren.

b) Belichtungsversuche (vgl. Fig. 1).

Am 11. Mai 1905 wurde der erste Belichtungsversuch mit *Gyromitra esculenta* PERS. ausgeführt. Ein reifender Fruchtkörper dieses Pilzes wurde in das Strahlenbündel einer mit Blendschirm versehenen Glasglühlampe gebracht und es konnte nun beobachtet werden, wie unter der Einwirkung der Strahlung das Stäuben des Fruchtkörpers beginnt. Ganze Wolken von Sporen wurden andauernd entleert und stiegen empor, wie man kleine Rauchwolken aufsteigen sieht. Andere unbestrahlte Fruchtkörper gaben zunächst noch keine Sporen ab, es ist auch immer erst eine kurze Einwirkungsdauer erforderlich, bis das Stäuben eintritt. Dieselbe Wirkung, die das auf den Fruchtkörper gerichtete Strahlenbündel einer künstlichen Lichtquelle ausübt, ruft auch die Sonnenbestrahlung hervor, das Stäuben beginnt, sobald die Besonnung einige Sekunden eingewirkt hat.

Wird die Bestrahlung unterbrochen resp. vermindert, dann dauert das Stäuben immer noch eine Zeitlang fort, wird aber allmählich schwächer, bis es schließlich ganz aufhört. Die Versuche wurden mit demselben Erfolg immer wieder ausgeführt, und es konnte nach der ganzen Art, wie die Reaktion sich beliebig hervorrufen und unterbrechen läßt, keinem Zweifel unterliegen, daß das Sporenwerfen bei der Lorchel durch die Reizwirkung der Sonnenstrahlung ausgelöst wird, ganz im Gegensatz zu der Sporenablösung bei den Pyrenomyceten und Basidiomyceten, die sich gänzlich unabhängig von äußeren Reizwirkungen in kontinuierlicher rhythmischer Folge vollzieht.

c) Die vorwiegende Bedeutung der Wärmestrahlen.

Es handelt sich jetzt um die Frage, wie die Reizwirkung des Strahlenbündels unserer Lampe sich zusammensetzt: welche Wirkung üben die verschiedenen Strahlengattungen aus, wenn wir sie getrennt auf die Oberfläche der reifen Lorchelfrucht einwirken lassen?

Diese Untersuchung ergab, daß wir es hier vorzugsweise mit einer Wirkung der dunklen Wärmestrahlung zu tun haben. Wie reich das Strahlenbündel unserer Lampe an Wärmestrahlen ist, läßt sich an der schnellen und starken Erwärmung erkennen, die ein in den Strahlengang eingeschaltetes Wasserfilter erfährt. Bringt man nun das Hymenium ein und desselben *Gyromitra*-Fruchtkörpers das eine Mal in die dunklen Wärmestrahlen hinter ein vor die Schirmöffnung der Lampe eingeschaltetes Lichtfilter (Küvette mit der violetten Lösung von Jod und Schwefelkohlenstoff), das andere Mal in die Lichtstrahlen hinter das Wärmefilter (Küvette mit Wasser), dann kann man beobachten, daß die dunkel bewärmten Fruchtkörperteile sogleich intensiv stäuben, während die hell bestrahlten noch nicht reagieren. Der Versuch belehrt sofort, daß es ganz vorzugsweise die dunklen Wärmestrahlen sind, die hier den Reiz für die Sporenentleerung der Asci abgeben. Man kann dieselben Versuche auch mit dem Sonnenlicht ausführen, wenn man die Sonnenstrahlen durch eine Oeffnung im Fensterladen hindurchtreten läßt und die Filter vor die Oeffnung bringt. Desgleichen wirkt die dunkle Strahlung, die von jedem stärker erwärmten Körper ausgeht, wie dies schon die Wirkung des erhitzten Glasstabes zeigte. Auch die leuchtenden Wärmestrahlen haben eine, wenn auch verhältnismäßig geringe, Wirkung. Diese kann zur intensiven Wirkung gesteigert werden, wenn man sie durch eine Sammellinse richtet und die Fruchtkörper in die Nähe des Brennpunktes bringt. Von der leuchtenden Sonnenstrahlung ist der Bezirk der roten Strahlung merklich wirksamer, als die der übrigen Spektralbezirke. Diese Beobachtungen weisen darauf hin, daß es im wesentlichen diejenigen Wirkungen der Strahlung sind, welche die Reaktion des Stäubens auslösen, die mit ihren wärmenden Eigenschaften parallel laufen. Feinere und quantitative Untersuchungen über die Wirkung der einzelnen Strahlenarten konnten mit den derzeitigen Hilfsmitteln meines Laboratoriums nicht durchgeführt werden.

Elektrische Ströme von 0,1—1 Amp. Stärke durch kleine Hymenienstücken von *Morchella esculenta* geschickt, wirkten immer mit dem gleichzeitigen Eintritt der Erwärmung. Im elektrischen Felde zwischen den Konduktoren einer Elektrisiermaschine, wo keine wesentliche Erwärmung eintritt, reagierten sie, doch ist die Beobachtung des Stäubens sehr erschwert, da die elektrisch geladenen Sporenstäubchen mit großer Geschwindigkeit aus dem Gesichtsfeld fortgetrieben werden.

d) Einfluß der Intensität der Wärmestrahlung.

Von wesentlichem Einfluß für die Schnelligkeit des Eintrittes und die Intensität des Stäubens ist die Stärke der Bestrahlung bzw. Belichtung. Eine am 15. Mai 1905 geprüfte *Gyromitra gigas* begann dicht vor der Lampe bereits in 1—2 Sekunden zu stäuben, in einer Entfernung von 20 cm dauerte es jedoch eine Minute, und in einer Entfernung von 60 cm etwa eine halbe Stunde, ehe ein gleichmäßig intensives Stäuben beobachtet wurde.

Gyromitra esculenta-Fruchtkörper von gleicher Beschaffenheit wurden an gleich langen Fäden befestigt und an einer wagrechten Leiste 10 cm voneinander entfernt freischwebend aufgehängt. Sie wurden nun mit der Strahlenlampe belichtet und so zu dieser aufgestellt, daß jede folgende der aufgehängten Morcheln einseitig voll beleuchtet, jedoch von der Lichtquelle entsprechend weiter entfernt war, was durch eine schräge Stellung der Lampe zu den freischwebenden Morchelfruchtkörpern erreicht werden kann. Befand sich nun die Lampe 15 cm von dem ersten Fruchtkörper, dann waren die folgenden 25, 35, 45 cm usw. von ihr entfernt. Es zeigte sich nun, daß der direkt vor der Lampe hängende Fruchtkörper immer zuerst das Stäuben begann und am intensivsten fortsetzte, und daß die Intensität des Sporenwerfens in demselben Grade abnimmt, in dem die Entfernungen der Fruchtkörper wachsen. Während bei No. 1 (15 cm entfernt) und 2 (25 cm entfernt) kontinuierlich dichte Sporenwolken aufsteigen, ist das Stäuben bei 3 und 4 schon spärlicher, bei 5, 6 und 7 ist nur bei genauer Beobachtung zu sehen, daß einzelne Sporen ab und zu als Stäubchen aufleuchten.

e) Dauer des Sporenwerfens bei der Bestrahlung.

Ein Morchelfruchtkörper wurde des Nachmittags (16. Mai 1905) in einer Entfernung von $\frac{1}{2}$ m vor der Strahlenlampe aufgestellt, die ein intensives Stäuben veranlaßte, welches, allmählich schwächer werdend, bis zum späten Abend andauerte. Am nächsten Morgen um $\frac{1}{2}$ 8 Uhr war das Sporenwerfen nicht mehr zu beobachten. Wurde die Lampe nun aber wieder dichter vor den Fruchtkörper gestellt, so begann das Stäuben von neuem und blieb etwa eine Stunde lang in gleicher Intensität bestehen. Die Frucht wurde durch angelegtes Fließpapier dauernd feucht gehalten. Der Versuch zeigt, daß das Stäuben eine lange Zeit ununterbrochen fort dauert und all-

mählich aufhört, daß es dann aber durch Steigerung der Reizwirkung wieder hervorgerufen werden kann.

f) Quantität der ejakulierten Sporen.

Um einen Anhaltspunkt über die Quantität der Sporen zu gewinnen, die ein stäubender Fruchtkörper auswirft, soll der folgende Versuch mitgeteilt werden. Ein halber Fruchtkörper von *Gyromitra gigas*, 75 g schwer, mit einer sporenwerfenden Oberfläche von insgesamt etwa einem Quadratdezimeter, wurde $\frac{1}{2}$ Stunde lang in einem geschlossenen Zylinder durch die beschriebene Strahlenlampe, die 13 cm vom Fruchtkörper entfernt stand, bewärmt. In dem Zylinder wurden zum Auffangen der Sporen Etagen aus Glas angebracht und die darauf angesammelten Sporen nach Abschluß des Versuches quantitativ abgekratzt und gewogen. Es ergab sich eine Menge von 0,13 g Sporen.

Bei allen physiologisch aktiven Ascomyceten und Basidiomyceten ist die von den Früchten gebildete Sporenmenge verhältnismäßig gering zur Substanzmenge des ganzen Fruchtgebildes. Die Aufgabe, jede einzelne Spore selbsttätig auszustreuen und räumlich so zu orientieren, daß ihr ein freier Weg in die Atmosphäre offen steht, erfordert einen komplizierten Fruchtkörperbau, der die bei weitem größte Substanzmenge beansprucht.

3. Wirkung der Wärme.

a) Vorversuche.

Nachdem die Versuche gezeigt haben, daß es vorzugsweise die dunkle Wärmestrahlung bzw. die wärmende Wirkung der Strahlung ist, welche die Reaktion des Sporenwerfens und Stäubens herbeiführt, ergibt sich die Frage, ob derselbe Erfolg auch durch geleitete Wärme unter Ausschluß der Strahlung herbeigeführt wird. Die einfachste Methode, dies zu prüfen, besteht darin, gleichartige Stücke desselben Hymeniums in Räume bzw. in Thermostaten von verschiedener Temperatur zu bringen und ihre Reaktion zu beobachten.

Die ersten Versuche nach dieser Richtung wurden in der Art ausgeführt, daß ich Stücke des Hymeniums auf erwärmte Platten legte und nun mit Hilfe von Lichtstrahlen, die ein Wasserfilter passiert hatten, den Vorgang des Stäubens beobachtete. Dabei ergab sich, daß das Stäuben bei der Erwärmung der Fruchtkörper-

stücke von der Unterseite her ganz ähnlich beeinflußt wurde wie durch die Wärmebestrahlung der Oberfläche. Bei Verwendung von Früchten bestimmter Reifung und abgestufter Temperaturen von $10-30^{\circ}$ trat schon kurz oberhalb 20° ein deutliches Stäuben ein, welches sich nach der höheren Temperatur entsprechend steigerte. Auch bei ein und demselben Hymeniumstück konnte die Zunahme des Stäubens bei Erhöhung der Temperatur konstatiert werden. Unterhalb 20° sah ich bei den vorliegenden Früchten nur ein einzelntes Aufleuchten der Sporenstäubchen, aber auch bei niedrigen Temperaturen pflegen immer noch einzelne Asken entleert zu werden.

Es ist hier vor allem zu berücksichtigen, daß bei vergleichenden Versuchen dieser Art Hymenien desselben Fruchtkörpers resp. von Fruchtkörpern gleichen Reiz- und Reifezustandes verwendet werden müssen, da die Intensität des Stäubens hiervon, wie ich im nächsten Abschnitt zeigen werde, ebenso abhängig ist, wie von der Reizintensität.

b) Temperatursteigerung und Zahl der geworfenen Sporen.

Da wir hier konstante Temperaturen verwenden können, ist es möglich, etwas genauere Anhaltspunkte für die Abhängigkeit der Intensität des Sporenwerfens bzw. der Askenentleerung von der Temperaturhöhe zu erhalten. Es wurden gleichartige Stückchen desselben Hymeniums auf feuchte Unterlagen gelegt, auf der nach oben gerichteten Hymeniumfläche mit einem Deckgläschen bedeckt (welchem die ausgeworfenen Sporen ankleben) und in Räume verschiedener Temperatur gebracht. Es läßt sich nun mikroskopisch auszählen, wie viele Sporen in gleicher Zeit bei verschiedener Temperatur in einem gleich großen Gesichtsfeld zur Entleerung gelangten.

Da mir zur Zeit dieser Versuche in den Räumen des früheren Klosters der Elisabethinerinnen in Breslau, Göppertstr. 4 eine Anzahl von Thermostaten noch nicht zur Verfügung stand, wurden folgende Temperaturen geprüft: 1. $18-20^{\circ}$ im Laboratorium, 2. $8-10^{\circ}$ im Keller, 3. $25-28^{\circ}$ in einem mit Wasser erwärmten Raum, 4. 40° in einem erwärmten Kasten.

Die aufgelegten Gläschen blieben eine Stunde lang auf der Oberfläche liegen, wurden dann entfernt und durch neue ersetzt. Dies wurde 4 Stunden lang wiederholt und die auf den nachein-

ander folgenden Gläschen befindlichen Sporenmengen durch Auszählung verglichen. Die Zahlen sind in der Regel das Mittel von 3 Gesichtsfeldern, die schon wegen der unebenen Beschaffenheit des Hymeniums sehr erhebliche Abweichungen zeigen und nur ungefähre Anhaltspunkte geben.

Zusammenstellung.

Versuch 1.

	bei 8—10°	bei ca. 22°	bei 25—26°	bei 40°
Nach der 1. Stunde	30 Sporen	34 Sporen	ca. 200 Sporen	dick beworfen
„ „ 2. „	13 „	69 „	83 „	„ „
„ „ 3. „	13 „	21 „	65 „	ca. 100 Sporen
„ „ 4. „	0 „	29 „	70 „	„ 100 „

Versuch 2.

	bei 25°	bei 40°
Nach 1/2 Stunde	200, 180, 200	in doppelter Schicht, lückenlos
„ 1 „	80, 80, 100	lückenlos nebeneinander liegend
„ 1 1/2 „	35, 40, 45	ca. 250 Sporen
Ueber Nacht nach 12 Stunden	180, 150, 160	keine Sporen

Möglichst flache und gleich beschaffene Stücke aus dem Hymenium derselben Gyromitra wurden mit der sterilen Seite auf feuchtes Fließpapier gelegt und das Hymenium mit Deckgläschen bedeckt. Alle halbe Stunde wurden die Gläschen entnommen und durch neue ersetzt. Einige Gesichtsfelder von mittlerer Beschaffenheit wurden unter dem Mikroskop ausgezählt.

Versuch 3.

	bei 5° im Keller	bei 18° im Zimmer	bei 40° im Thermostaten
1. nach 1/2 Stunde	7 Sporen	11 Sporen	200 Sporen
2. „ 1 „	7 „	10 „	200 „
3. „ 1 1/2 Stunden	8 „	10 „	200 „
4. „ 2 „	7 „	9 „	200 „
5. „ 2 1/2 „	3 „	13 „	200 „
6. „ 3 „	3 „	11 „	198 „
7. „ 3 1/2 „	1 „	11 „	200 „
8. „ 4 „	0 „	21 „	120 „
9. „ 4 1/2 „	0 „	4, 2 „	150 „
10. „ 5 „	0 „	4 „	30 „
11. „ 5 1/2 „	0 „	3 „	44 „
12. „ 6 „	0 „	4 „	1, 2 „
13. „ 6 1/2 „	0 „	4 „	5 „
14. „ 7 „	0 „	8 „	0 „
15. „ 7 1/2 „	0 „	3, 1 „	0 „
16. „ 8 „	0 „	3 „	0 „

Nun wurden sämtliche Versuche in den Thermostaten von 40° gestellt.

Nach 1/2 Stunde dicht beworfen, nicht zu zählen etwas weniger dicht (300 Sporen) 2 Sporen

Ein weiterer Versuch bei 40 und 25° wurde in der Art angeordnet, daß das Lorchelstück das eine Mal, wie die früheren, auf dem feuchten Papier offen im kleinen Thermostaten (also bei verhältnismäßig nicht zu trockener Luft), das andere Mal in einer feuchtigkeitsgesättigten Kammer der Reaktion ausgesetzt sind. Es wurde aber durch wiederholte Anfeuchtung Sorge getragen, daß ein Austrocknen der offen gehaltenen Fruchstücke nicht erfolgte.

Versuch 4.

	bei 40° "in offener Schale	bei 40° in feuchter Schale	bei 25° in offener Schale
Nach 1/2 Stunde	ca. 200 Sporen	50 Sporen	13, 28, 48 Sporen
" 1 " "	" 200 "	100 "	25, 18, 20 "
" 1 1/2 Stunden	" 200 "	200 "	10, 13, 8 "
" 2 " "	" 200 "	200 "	20, 18, 12 "
" 2 1/2 " "	" 200 "	200 "	23, 12, 7 "
" 3 " "	" 198 "	200 "	22, 10, 6 "
" 3 1/2 " "	" 200 "	200 "	8, 15, 8 "
" 4 " "	" 120 "	150 "	11, 12, 7 "
" 4 1/2 " "	" 150 "	140 "	8, 6, 15 "
" 5 " "	" 150 "	160 "	21, 20 "
" 5 1/2 " "	" 44 "	18, 10 "	10, 11 "
" 6 " "	4, 1, 0 "	12, 0 "	8, 11, 7 "
" 6 1/2 " "	5, 5, 6 "	3, 2 "	11, 5, 4 "

Wesentliche Unterschiede unter den verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen haben sich also nicht ergeben.

5. Versuch vom 8. Juni 1906 mit Lorchelstücken: Bei 35° war das aufgelegte Gläschen noch 1/4 Stunde stark beworfen, nach dem Keller gebracht (5°) gebracht, zeigte das Gläschen nach derselben Zeit nur wenige Sporen, eine weitere 1/4 Stunde im Keller belassen, noch vereinzelte Sporen.

Nun wurde das Stückchen wieder bei 35° in den Thermostaten gebracht, nach 1/4 Stunde war das Kontrollgläschen wieder stark beworfen.

Früchte von *Helvella infula* wurden mit aufgelegten Gläschen bei 12, 16, 22, 27 und 42° geprüft und die Gläschen alle 10 Minuten erneuert. Bei 12 und 16° war nur minimales Werfen, bei 22° gleichmäßiger Sporenwurf zu beobachten, bei 5-maliger Erneuerung das gleiche. Bei 42° waren die ersten 5 (also 50 Minuten lang), bei 46° die ersten 4 Gläschen sehr stark beworfen, dann war das Hymenium „verfeuchtet“ und abgestorben.

Die vorstehend mitgeteilten Zahlen geben ein ungefähres Bild von der Wirkung höherer Wärmegrade auf die Entleerung der Asken. Bei niedrigen Temperaturen bis 10° findet eine andauernde Ejakulation in der Regel nicht mehr statt. Zwar werden in den ersten Stunden noch Asken entleert, doch ist dies wohl immer noch eine Nachwirkung der vorausgegangenen Reizung, denn nachträglich sind nur ganz vereinzelt einmal Sporen auf den Fanggläschen nachweisbar. Eine scharfe Temperaturgrenze als Reizschwelle für das Auswerfen der Sporen war aber nicht zu ermitteln. Bei 20–25° findet bereits eine häufige Entleerung von Schläuchen statt. Bei 40° erfolgt ein andauerndes starkes Stäuben, so daß in etwa 5 Stunden der gesamte Gehalt an Sporen ausgeworfen und das Hymenium abgestorben ist. Da es sich bis zuletzt um ganz normal ausgebildete Sporen handelt, können wir schließen, daß in einem reifen Hymenium eine große Anzahl von reifen Asken vorhanden ist, die erst bei höheren Temperaturen entleert wird, bei niederen dagegen zum allergrößten Teil im Hymenium verbleiben, denn eine

Neubildung und ein Nachreifen von Asken kommt bei 40°, wie wir noch sehen werden, nicht mehr in Betracht. Ferner ist zu beobachten, daß mit dem Fortschritt der Jahreszeit und ebenso mit der Länge der Aufbewahrung gepflückter Fruchtkörper die Intensität des Stäubens, d. h. die Zahl der gleichzeitig entleerten Schläuche dauernd erheblich zunimmt, wenn Fruchtkörper derselben Art bei derselben Temperatur geprüft werden.

Nach diesen Ergebnissen bei 40° kann es auch nicht mehr so scheinen, als ob wir es hier nur mit einer Beschleunigung der auch bei niedriger Temperatur stattfindenden Reaktion zu tun haben, da immer zu berücksichtigen ist, daß die zugeleitete Wärme nur bis zu bestimmter Grenze als ein allgemeiner Faktor der Reifung einwirkt. Die Auslösung kann auch nicht auf das Hymenium, sondern nur auf den einzelnen Ascus bezogen werden, worauf ich noch zurückkomme.

c) Ueber die Eigenwärme der Morchelfrüchte.

Daß die Fruchtkörper der Morchelarten keine erhebliche Eigenwärme bilden, mag durch die folgenden Versuche belegt werden.

Es wurden DEWARTSche Zylinder mit sporenreifen Fruchtkörpern gefüllt, die Zylinder mit einem dichten Wattestopfen verschlossen und durch diesen ein empfindliches Thermometer in die Pilzschicht eingesenkt. Zum Vergleich wurde eine gleiche Menge des (mit Chloroform) getöteten Pilzes in einem ebensolchen Gefäß bei ganz gleicher Versuchsanordnung geprüft.

Versuche mit Gyromitra-Früchten in DEWARTSchen Gefäßen.

				tote Früchte C°	lebende Früchte C°	höher
27. April	1905	1/2 5 Uhr		16,5	16,5	
		1/2 6 "		15,5	16,6	0,1
				15,4	16,3	0,9
28. "	1905	9 " morgens		14,0	14,8	0,8
		1 " mittags		15,5	16,0	0,5
		3 " "		15,5	16,3	0,8
		1/2 7 " abends		15,9	16,6	0,7
30. "	1905	7 " "		15,9	16,5	0,6
1. Mai	1905	9 " morgens		15,5	16,2	0,7
		3 " mittags		16,4	17,0	0,6
		7 " abends		16,7	17,4	0,7
2. "	1905	9 " morgens		16,7	17,4	0,7
		1 " mittags		17,3	17,9	0,6
3. "	1905	10 " morgens		17,7	18,3	0,6
		1 " mittags		18,0	18,5	0,5
4. "	1905	9 " morgens		16,2	16,8	—

Wärmebildung der Spitzmorchelfrüchte in DEWARTSchen Gefäßen.

				tote Früchte C°	lebende Früchte C°	höher
16. Mai	1905	6 Uhr morgens		19,0	19,0	—
17. "	1905	9 " "		17,0	17,8	0,8
		11 " "		18,0	18,5	0,5
		7 " abends		18,6	19,2	0,6
		8 " "		19,0	19,6	0,6

d) Mikroskopische Beobachtungen, Ejakulation unter Wasser, Reizaufnahme und Reizleitung.

Mit Rücksicht auf DE BARYS Auffassungen war es wichtig, das Verhalten der Ascusmembran bei der Ejakulation genauer zu beobachten und festzustellen, daß die Reaktion ebensowohl in bzw. unter (reinem) Wasser erfolgt.

Zu diesem Zweck wurden Querschnitte von *Gyromitra esculenta* (in Wasser unter dem Deckgläschen) unter dem Mikroskop beobachtet und das Präparat mittels des Erwärmungstisches erwärmt. Bei ca. 30° begann das Auswerfen vieler Asken, mit steigender Temperatur erfolgte es noch schneller, bei ca. 40° waren alle Asken in den Schnitten sofort entleert. Die Asken treten 1—2 Sporen lang aus dem Hymenium vor, schleudern ihre Sporen blitzschnell aus und verschwinden ebenso schnell in dem Hymenium. In wenigen Fällen war ein langsames Zurückziehen entleerter Schläuche sichtbar, vereinzelt bleiben sie auch entleert stehen, ohne daß besondere Differenzierungen der Membran zu beobachten waren. Es konnte dann aber deutlich am oberen Ende die Rißstelle gesehen werden. Ein Deckel wurde nicht beobachtet. Vereinzelte Asken und solche, die mit dem Schnitt nur in allzu losem Zusammenhange stehen oder irgendwie verletzt sind, werden nicht entleert, vielmehr nur die beim Schneiden im natürlichen Zusammenhang mit dem übrigen Gewebe verbliebenen. Sobald die ersten Asken entleert sind, sieht man neue sich wieder 1—2 Sporen lang über die Hymeniumschicht hervorschieben und ausschleu-



Fig. 2. a Unreifer Verpa-
Ascus aus einer jungen Frucht,
zeigt Plasmolyse und die son-
stigen Eigenschaften lebender
Zellen. Vergr. 300 (III/IV). b
Ascus von *Morchella conica*,
stand nur noch in ganz losem
Zusammenhang mit dem Hyme-
niumschnitt: die graue Linie zeigt
ihn gefüllt und straff vor der
Entleerung, die schwarze Linie
entleert und zurückgezogen.

dern und so fort, bis das schmale Hymeniumstückchen nur noch aus Paraphysen besteht und den noch tief unter der Oberfläche liegenden unreifen Asken. In den durch die Beleuchtung schwach bestrahlten Präparaten ließ sich vereinzelt Werfen auch ohne Erwärmungstisch beobachten. Man muß für diese Beobachtungen Früchte in geeigneten Reifestadien auswählen und sich durch anfängliche Mißerfolge nicht gleich abschrecken lassen.

Weiterhin ist bei allen radiosensiblen Ascomyceten zu beobachten, daß die dunkle Färbung und matte, rußähnliche Beschaffenheit der Oberfläche auf eine entsprechende Färbung und ungleiche



O. F.

Fig. 3. Querschnitt durch das junge Hymenium von *Gyromitra esculenta*: zeigt die dunkelgefärbte perzeptive Zone der Paraphysenköpfe, dazwischen ein junger Ascus mit ungefärbtem Scheitel. In anderen Fällen war die Färbung nicht so scharf auf die Köpfe beschränkt.

Stellung der Paraphysen bzw. ihrer Köpfe zurückzuführen ist (Fig. 3), während die Asken selbst an ihrem Scheitel völlig farblos bleiben und mit diesem erst kurz vor der Entleerung über die hymeniale Oberfläche hervortreten. Dies und die Feststellung, daß die Ejakulation vereinzelter aus der Verbindung mit den Paraphysen getrennter Asken nicht beobachtet werden kann, führt zu der Vermutung, daß die Paraphysen den Reiz perzipieren und auf die Asken übertragen. Die Paraphysen würden dann als die Organe der Reizaufnahme und Reizleitung bei den reizempfindlichen Ascomyceten zu betrachten sein.

Querschnitte von *Morchella semilibra* zeigten unter dem Deckgläschen dasselbe Sporenauswerfen wie *esculenta*. Die stark keulig verdickten Paraphysen bleiben während des Vorganges ganz unverändert. An schön zusammenhängenden Schnitten wurde auch hier beobachtet, daß die Asken 1—2 Sporenlängen über den Paraphysenscheitel hervortreten, blitzschnell ejakulieren und verschwinden. Hier war auch ein deckelartig abgeplatzttes Anhängsel an entleerten Asken zu sehen. Bei *Morchella esculenta* waren die ejakulierten Sporen auch im Wasser mit einem Plasmahof umgeben.

4. Einflüsse der Reifung.

a) Die vorkommenden Reifezustände und das Nachreifen gepflückter Früchte.

Zur Zeit dieser Versuche, im Mai 1905, waren alle Fruchtkörper der *Gyromitra esculenta*, die auf dem Markte käuflich waren, bereits in das Stadium der Sporenreife eingetreten, und ich erhielt deshalb bei allen Versuchen dasselbe positive Ergebnis. Als ich aber im Beginne des nächsten Frühjahres (im März 1906) die Versuche fortsetzte, konnte konstatiert werden, daß die zuerst auf den Markt kommenden Exemplare noch keine Reaktion zeigten, wenn man sie mit dem Strahlenbündel beleuchtete. Die mikroskopische Untersuchung zeigt dann aber, daß diese Exemplare auch noch keine reifen Asci besitzen, trotzdem sie äußerlich schon normal ausgebildet erscheinen. Wenn man solche Fruchtkörper in geeigneter Weise aufbewahrt, dann pflegt die Reifung in dem abgeschnittenen Fruchtkörper noch nachträglich einzutreten, und man erhält die Reaktion, sobald die Asken im Hymenium herangereift sind.

Im Jahre 1907 wurden die ersten *Gyromitra*-Früchte am 13. April auf den Breslauer Pilzmarkt gebracht. Es waren verhältnismäßig kleine Früchte, etwa 3—4 cm im Durchmesser. Sie zeigten im Querschnitt nur Paraphysen mit zahlreichen Querwänden; am 17. April nochmals geschnitten, dasselbe Bild.

Am 17. April wurden normal große Morcheln vom Pilzmarkt gebracht und geschnitten, sie zeigten in der subhymeninalen Schicht bereits junge Askenschläuche (Fig. 3). In einer gleichzeitig geschnittenen jungen *Gigas*-Frucht waren die Paraphysen bis unten hin deutlich gefärbt und hatten keine Querwände, wie die von *esculenta*.

Am 20. April wurden die am 13. April gebrachten und unter einer Glasglocke auf feuchtem Moos aufbewahrten *Gyromitra*-Früchte wieder geschnitten. Jetzt befanden sich schon zahlreiche Asken im Hymenium, doch waren in ihrem plasmatischen Inhalt erst ganz vereinzelt Sporen ausgebildet. Sie zeigten noch keine Reaktion auf Bestrahlung.

Am 24. nochmals geschnitten, zeigten sie ein ausgereiftes Hymenium; in die Sonne gehalten, begann die Frucht zu stäuben. Am 30. April 1907 waren sowohl *Gyromitra esculenta* als auch *Gigas*-Früchte vom 13. April völlig ausgereift.

In *Gyromitras*chnitten vom Mai 1915 war die Färbung der Paraphysen bloß auf auf die Köpfe beschränkt.

b) Das weitere Verbleiben reifer Früchte in ungereiztem Zustande.

Wenn früher bereits hervorgehoben wurde, daß für die Intensität des Stäubens in erster Linie der Reifezustand der Früchte in Betracht kommt, so ist damit das Alter gemeint, welches die Frucht nach erfolgter Askenreife erreicht, ohne daß eine Entleerung reifer

Asken erfolgt ist. Je mehr Schläuche reif geworden sind, bevor die Reizwirkung erfolgte, d. h. je länger sporenreife Fruchtkörper ungeritzt aufbewahrt werden, um so empfindlicher ist das Hymenium und um so größer die Anzahl der Schläuche bzw. der Sporen, die in den ersten Zeitabschnitten ejakuliert werden, sobald die Frucht gereizt wird. Es muß aber hervorgehoben werden, daß der Mechanismus des Stäubens gleichwohl ein derartiger ist, daß unter normalen Verhältnissen niemals alle sporenreifen Asken auf einmal entleert werden, sondern daß die Entleerung hintereinander erfolgt, offenbar in der Reihenfolge ihrer zeitlichen Ausreifung, indem die am längsten im Reifezustand befindlichen Askenserien zuerst zur Entleerung gelangen und so fort. Daher setzen die Fruchtkörper das Stäuben unter dem Einfluß der Beleuchtung nicht unbegrenzt in derselben Intensität fort. Es dauert je nach der Beschaffenheit des Fruchtkörpers immer nur eine nach mehreren Minuten bemessene Zeit, in der intensives Stäuben zu beobachten ist, alsdann geht die Intensität des Stäubens zurück und erreicht ein gewisses Minimum, das bei ungeschwächter Fortdauer der Reizung viele Stunden lang bis zum Tode der Fruchtkörper andauert. Wird die Reizung rechtzeitig unterbrochen, so kann nach bestimmter Nachreifungsfrist wieder intensiveres Stäuben beobachtet werden.

Ein Fruchtkörper, der am Tage vorher in einem Beobachtungsversuch eine Zeitlang intensiv geworfen hatte, begann, als er von neuem belichtet wurde, aber erst nach etwa 3 Minuten erneut zu stäuben, während ein frisches Exemplar schon nach Sekunden reagierte.

c) Reaktion halbreifer Früchte.

Gyromitra- und Verpa-Früchte, die noch nicht vollreif waren und bei Bewärmung noch nicht sogleich reagierten, wurden bei hohen Temperaturen geprüft.

Bei 22° und 26° waren die Fanggläschen leer (mikroskopisch ganz vereinzelte Sporen).

Bei 30° auf beiden ein ganz dünner Sporenbelag.

Bei 60° beide Gläschen dicht beworfen.

Reife Früchte hatten bei 26° und 30° stark geworfen. Bei 22° wenige und bei niedrigeren Temperaturen nur ganz vereinzelte Sporen.

d) Variation der Reizschwelle des Askus nach dem Reifungs- und dem Reizzustand.

Alle Beobachtungen erweisen also, daß die Reizempfindlichkeit der reifen Früchte um so größer wird, je länger sie in ungereiztem Zustande verbleiben und daß dann eine verhältnismäßig geringere Reizwirkung die Ejakulation einer erheblich größeren Askenzahl auslöst. Allein durch eine Zunahme derjenigen Asken, die in den kritischen Zustand kommen, können diese Erscheinungen nicht erklärt werden, es muß vielmehr angenommen werden, daß die Reizschwelle der einzelnen Asken je nach dem Reifezustand variiert und die Empfindlichkeit des Hymeniums daher indirekt nach der Dauer, Intensität und dem zeitlichen Abstand der vorausgegangenen Reizwirkung zunimmt. Die unter normalen Verhältnissen vorbeibenden Fruchtkörper erfahren, wie wir noch sehen werden, tägliche Reizungen, die eine Entleerung der von Tag zu Tag oder in wenig längeren Zeitfristen reifenden Asken zur Folge haben. Hier braucht es daher zum einmaligen sichtbar starken Stäuben in der Regel nicht zu kommen, sondern es findet eine länger andauernde gleichmäßige Entleerung statt, die wir erst bei geeigneter Beleuchtung als stetiges Stäuben wahrnehmen. Anders liegen die Verhältnisse bei den gepflückten Fruchtkörpern, die wir zu den Versuchen heranziehen. Diese bleiben in der Regel mehrere Tage ungereizt und entleeren dann gleichzeitig die inzwischen herangereiften Asken. Hieraus ergibt sich, daß der Reifungszustand der Asken einerseits, Zeitabstand und Intensität vorangegangener Reizungen andererseits die Reizempfindlichkeit des Hymeniums weitgehend beeinflußt, und daß die Asken ein und desselben Hymeniums alle Stadien der Reife und ebenso verschiedene Schwellenwerte aufweisen. Aus diesem Grunde ist es auch nicht möglich, an einem vorliegenden Hymenium einen Schwellenwert für bestimmte Reizarten und bestimmte Intensitäten derselben festzustellen, der könnte sich nur auf den einzelnen Ascus beziehen, bei dem Zeit und Temperatur seit erfolgter Bildungsreife bekannt sein müßte.

Die gleichmäßige Verteilung der Asken verschiedenen Reifungs- und Reizzustandes im Hymenium führt also dazu, daß die Früchte im ganzen eine scharfe Reizschwelle nicht aufweisen und die schon oft beobachtete Reaktion des Stäubens bei abnorm lange ungereizt ge-

bliebenen Früchten den Charakter einer Reizauslösung nicht zu besitzen schien. So ist es wohl zu erklären, daß man diese augenfälligen und klassischen Reizvorgänge bei der ganzen Gruppe der Discomyceten bisher ganz übersehen hat.

e) Zustand der Ueberreifung.

Bleiben die reifen Früchte über ein bestimmtes Zeit- und Temperaturmaß hinaus ungereizt, dann kommen sie nämlich in einen Zustand der Ueberreifung, in welchem sie eine abnorm gesteigerte Empfindlichkeit besitzen: geringe äußere Anlässe unbestimmbarer Art können nun das Stäuben verursachen. Verpackt gewesene reife Früchte beginnen zumeist das Stäuben, wenn man sie auspackt oder bloß an der Luft bewegt oder wenn sie irgendwie erschüttert werden ¹⁾, während bei frischen Früchten, die bei Bestrahlung stäuben, weder Erschütterung noch Luftbewegung einen Einfluß auf die Askenentleerung ausübt. So erklären sich die Ableitungen DE BARYS u. a., die ihre Beobachtungen über das Stäuben der hierher gehörigen Ascomycetenfrüchte mit solchen zumeist erst aufbewahrten überreifen Fruchtkörpern gemacht haben. Es kommt hier aber auch noch in Betracht, daß abnorme innere Prozesse, die das Plasma langsam töten, z. B. Einwirkung von Fäulnisbakterien, die Ejakulation überreifer Asken ohne jede äußere Einwirkung herbeiführen können; darauf weist die Beobachtung hin, daß mit Wasser vollgesogene und infolgedessen leicht faulende Fruchtkörper bei längerer Aufbewahrung ihre Sporen ohne äußere Reizwirkung ausgiebig zu entleeren pflegen.

f) Die Reifungsfolge der Asken und ihre verschiedene Lebensdauer.

Bezüglich der Zahl der in einem Hymenium gleichzeitig reifenden Asken im Verhältnis zu den nachträglich ausreifenden, sowie der Zeitdauer des Nachreifens lassen sich, soweit wenige orientierende Untersuchungen ein Urteil gestatten, verschiedene Typen unterscheiden. Auf der einen Seite stehen diejenigen Hymenien, bei denen sämtliche Asken in verhältnismäßig kurzer Zeit nach- und ausreifen, auf der anderen erfolgt ein kontinuierlichss Nachreifen während längerer Zeitfristen, und die Früchte sind entsprechend langlebiger,

¹⁾ Unter gänzlicher Ausschaltung von Strahlung bzw. Bewärmung sind die Versuche übrigens nicht ausgeführt, es kann daher auch eine geringe Strahlenreizung mit in Frage kommen.

mit andauernder Sporenverbreitung. Bei den letztgenannten finden wir kräftig ausgebildete subhymeniale Schichten (Hypothallusbildung), welche die Nährstoffe für eine ausgiebigere Nachbildung enthalten.

Die radiosensiblen Helvellaceen gehören jedenfalls im allgemeinen der erstgenannten Gruppe an, im speziellen verhalten sich die Gattungen und Arten etwas verschieden. Die Früchte der Gattung *Morchella*, insbesondere *Verpa* (Eintagsstäuber), sind kurzlebig, die Reifung der Asken auf einen kürzeren Zeitraum zusammengedrängt als bei den Arten von *Gyromitra*.

g) Bildungsphase und Sensibilitäts-(Reizreifungs-) phase.

Bei Basidiomyceten und Ascomyceten mit geschlossenen Hymenien erfolgt das Sporenwerfen kontinuierlich rythmisch in derselben gesetzmäßigen Abhängigkeit von Zeit und Temperatur wie Reifung und Wachstum. Die Basidie bringt ihre Sporen hier in derselben Kontinuität und Folge, in der sie reifen, zur Abstoßung. (Nachweise sind im 3. Hefte der „Hausschwammforschungen“ für *Lenzites*-Früchte S. 68 erbracht.) Die Abstoßung ist gleichsam der letzte Akt des Reifungsprozesses, der ebenso wie dieser unabhängig von äußereren Einwirkungen sich vollzieht.

Dagegen schreitet die selbständige Entwicklung des Ascus im Hymenium der Morcheln nur bis zu denjenigen Stadien fort, in welchen die Reifung der Sporen ihr Ende erreicht, während die Entleerung unterbleibt. Der Akt der Entleerung (Ejakulation) ist hier gewissermaßen selbständig und von dem allgemeinen Reifungsprozeß abgetrennt. Es ist also für alle reizempfindlichen Ascomyceten charakteristisch, daß die Asken nicht in demselben Tempo, in welchem sie gebildet werden, zur Ejakulation gelangen, sondern daß sich reife Asken in dem Hymenium anhäufen, solange dasselbe in ungereiztem Zustande verbleibt.

Mit erlangter Ausbildung und Sporenreife stehen aber die Lebensprozesse im Ascus gleichwohl nicht ganz still, sondern es vollziehen sich jetzt noch Vorgänge, die den Zustand und die Steigerung der Reizempfindlichkeit der Asken zur Folge haben. Bei den reizempfindlichen Ascomyceten weist die Askenreifung somit zwei Phasen auf, die erstere — die Bildungsphase — reicht bis zur vollendeten Bildung des Ascus und seiner keimfähigen Sporen (Bildungsreife),

die zweite — die Sensibilitätsphase — bis zum Eintritt der Ejakulation (Reizungsreife); beide Phasen sind voneinander zeitlich und bildungsphysiologisch abgetrennt und grundsätzlich zu unterscheiden.

h) Sensibilitätssteigerung und Hypersensibilität.

Wie der Ablauf der Entwicklung in der ersten Phase, so ist auch die Steigerung der Reizempfindlichkeit (die Reizreifung) dem gesetzmäßigen Einfluß von Zeit und Temperatur unterlegen: je länger die Asken nach der Ausreifung ungereizt sind und je höher die Temperatur (innerhalb bestimmter Grenzen) in dem Zeitabschnitt der Reizreifung verbleibt, desto reizempfindlicher werden sie, und es tritt dann schließlich der Zustand ein, in dem sie bei der geringsten Reizwirkung ausstäuben. Solche nach Vollendung der Reizreifung noch unentleerten Asken kommen dann in einen Zustand der Ueberempfindlichkeit, der hier mit Bezug auf den Ascus als Hypersensibilität in dem vorangehenden Abschnitt (S. 98), mit Bezug auf die ganze Frucht als Ueberreifung bezeichnet und beschrieben worden ist. So erklärt es sich nun, daß Hymenien, die lange Zeit nach Vollendung der ersten Bildungsphase ungereizt verbleiben, bei plötzlichen Wirkungen bzw. Veränderungen irgendwelcher Art ihre hypersensiblen Asken auf einmal entleeren und dadurch die Erscheinung eines gänzlich unregelmäßigen starken Stäubens zeitigen. Erst wenn dieses erste Ausstäuben der überempfindlichen Asken stattgefunden hat, beginnt bei andauernder Einwirkung des Strahlenreizes das normale kontinuierliche Stäuben, welches nicht in so starken Wolken erfolgt und schließlich nur bei aufmerksamer Beobachtung, meist erst bei entsprechender Beleuchtung, sichtbar ist. Alle früheren Beobachtungen bezogen sich auf das abnorme Stäuben.

i) Rhythmisches Stäuben.

Nach dem Ausstäuben der überempfindlichen Asken befinden sich die im Hymenium verbleibenden, soweit sie die erste Entwicklungsphase bereits vollendet haben, in allen Stadien der Reizempfindlichkeit und es ist anzunehmen, daß sie nun in der Reihenfolge, in der sie ausgereift sind, zur Entleerung kommen, die älteren und reizreiferen früher als die jüngeren, wobei die Stärke der Reizwirkung für die Zahl der gleichzeitig ejakulierenden Stadien maßgebend ist. Bei geringerer Intensität des Reizes werden nur die reizreifesten, bei stärkerer

Intensität auch die entsprechend jüngeren zur Ejakulation gelangen. Bei andauernder gleich starker Reizung wird dann, wie dies die Erfahrung bestätigt, ein etwa gleichbleibendes rhythmisches Ausstäuben eintreten, wobei in gleichem Zeitintervall unter Umständen so viel Sporen zur Entleerung kommen, wie durch Nachreifung gebildet werden. In diesem Falle bestände denn bezüglich der Anzahl und Folge der Sporenentleerung Analogie mit den Basidiomyceten, deren stetiges Ausstäuben bei geeigneter Beleuchtung ebenfalls sichtbar wird. Es handelt sich hier in begrenzten Zeitabschnitten also auch um kontinuierliche Reizung und Reizwirkung, wie bei den meisten Tropismen.

k) Ueberreizung der Früchte.

Wirkt der Reiz in höherer Intensität längere Zeit ein, so wird das Hymenium stark erschöpft, und es tritt eine mit der Fortdauer der Reizung immer stärker werdende Verfeuchtung desselben ein. Solche durch andauernde Reizung stark erschöpfte und verfeuchtete Fruchtkörper pflegen dann schnell in Fäulnis überzugehen und abzusterben, noch bevor ihre Askenbildung vollständig beendet ist. Wenn man daher eine vollständige Ausreifung und Entleerung aller Schläuche erreichen will, dann ist die Reizung so auszuführen, daß ein vorzeitiges Absterben der Früchte vermieden wird, insbesondere ist die Temperatur des Fruchtkörpers nicht zu lange an der maximalen Grenze zu halten und darüber zu erhöhen. Es ist wohl nur durch periodisch wiederholte Bestrahlung möglich, die richtigen Bedingungen und Temperaturgrenzen inne zu halten, da man die Fruchtkörper hierbei kühl halten kann.

Den Weg, den hier der Experimentator einzuschlagen lernt, wenn er sich die Aufgabe stellt, aus einer *Gyromitra*-Frucht möglichst viele Sporen zu gewinnen, ist also derselbe, den die Natur anwendet. Die an ihrem natürlichen Standort an geschützten Stellen befindlichen Pilze werden nur an sonnigen Tagen stärker gereizt, besitzen aber in ihrem hohen Wassergehalt und der Verbindung mit der Erde eine Regulation gegen zu starke Erwärmung. Einzelne Formen freilich (wie z. B. *Verpa bohemica*) scheinen bei klarem Wetter nur eine einmalige, also eintägige Ausstäubungsperiode zu besitzen, da die genügend ausgereiften Früchte bei einmaliger stärkerer bzw. längerer Reizung zugrunde gehen.

5. Weitere Beobachtungen und Ableitungen über die Reizwirkung bei Besonnung und Bewärmung.

a) Temperatursteigerung und Stäuben unter dem Einfluß der Besonnung.

Es fragt sich nun, ob der Strahlenreiz unter natürlichen Verhältnissen überhaupt mit einer erheblichen Temperaturüberhöhung des Hymeniums verbunden und ob die Temperatursteigerung die Ursache der Strahlenwirkung ist.

Zwei Früchte von *Morchella esculenta* wurden in einem kühlen Zimmer der Besonnung ausgesetzt, der Beginn des Stäubens beobachtet und die Temperatur an einem in die Frucht eingeführten Thermometer abgelesen. Das Quecksilbergefaß befand sich dicht hinter dem bestrahlten Hymenium. Vor Beginn des Versuches betrug die Temperatur der Früchte im Schatten $15,3^{\circ}$: kein Stäuben.

Jetzt wurden die Früchte in die Sonne gebracht:

Nach 1 Min. Besonnung zeigte das Thermometer	18° :	gleichmäßig starkes Stäuben
„ 2 weiteren Min. Besonn. zeigte d. Thermom.	$19,9^{\circ}$:	„ „ „
„ 5 „ „ „ „ „ „	$19,8^{\circ}$:	„ „ „

Jetzt wurde der Fruchtkörper aus der Sonne genommen:

Nach 1 Min. im Schatten zeigte das Thermometer noch	19° :	gleichmäßig starkes Stäuben
„ 1 weiteren Min. im Schatten zeigte d. Thermom.	„ 18° :	geringeres Stäuben
„ 1 „ „ „ „ „ „	„ 17° :	sehr schwaches Stäuben
„ 1 „ „ „ „ „ „	„ $16,9^{\circ}$:	Stäuben hat aufgehört

Die Frucht wird nun wieder in die Sonne gebracht: beginnt augenblicklich merkliches Stäuben, ständig zunehmend bis nach Verlauf von 3 Min. gleichmäßig starkes Stäuben sichtbar ist; nach 5 Min. zeigt das Thermometer $19,8^{\circ}$: gleichmäßig starkes Stäuben wie vorher.

Werden dieselben Früchte bzw. Teile derselben ohne bestrahlt zu werden bei konstanter Temperatur von $19-20^{\circ}$ gehalten, so kann intensives Stäuben nicht beobachtet werden. Unter der Glocke im dampfgesättigten Raum erfolgte die Reaktion ebenso wie in freier Luft, nur wurden die Früchte stärker erwärmt.

Die Versuche zeigen, daß die Fruchtkörper unter dem Einfluß der zum starken Stäuben ausreichenden Besonnung nur eine verhältnismäßig geringe Temperaturerhöhung erfahren, da die infolge der Erwärmung eintretende Wasserverdunstung der Temperatursteigerung entgegenwirkt, wie dies die folgenden Versuchsreihen erweisen. Temperaturen von $18-20^{\circ}$, bei denen während der Bestrahlung intensives Stäuben stattfindet, entsprechen etwa dem Optimum für die Wachstumsprozesse dieser Organismen. Die erheblich höheren Temperaturen, auf welche wir durch die Versuche mit leitender Wärme geführt wurden, kommen also bei den natürlichen Prozessen des Sporenwerfens unter dem Einfluß der Besonnung in der Regel wohl nicht in Betracht.

Die Beobachtungen zeigen, daß es sich hier weder um eine photische, noch eine rein thermische Reizung handelt, sondern um

eine Wirkung sowohl der dunklen wie der leuchtenden Strahlung (vielleicht mit Ausschluß der violetten und ultravioletten Abschnitte). Bei den näher bekannten Reizerscheinungen der Pflanzen haben wir es im allgemeinen mit Krümmungsbewegungen zu tun, oder wenigstens mit Bewegungsvorgängen eines lebenden Organes. Der Ascus zeigt keinen dorsiventralen Bau und der Reizeffekt keine Abhängigkeit von der Reizrichtung, es können die hier beobachteten Erscheinungen daher weder den Tropismen noch den Nastien eingeordnet werden ¹⁾. Schon der Umstand, daß photische Reizbarkeit und die charakteristischen Krümmungsbewegungen (Photonastie) bei sensiblen Ascomyceten — den später zu behandelnden weit über das Hymenium austretenden reifen Asken der Ascoboleen — gleichzeitig und unabhängig vorkommen, zeugt davon, daß es sich hier um verschiedenartige Erscheinungen handelt ¹⁾.

b) Temperaturerhöhung lebender und getrockneter Morchelfrüchte unter dem Einfluß der Bestrahlung.

In die Morchelfrüchte wurden die Thermometer eingesenkt, das Quecksilbergefaß befand sich dicht hinter dem bestrahlten Hymenium. Zur Kontrolle diente ein freihängendes Thermometer, dessen untere Glaskugel mit Ruß überzogen war. Die Versuche wurden in gleicher Höhe nebeneinander aufgestellt und mit der Strahlenlampe aus derselben Entfernung bewärmt. Zimmertemperatur 16°.

Versuchszeit	Thermometer geschwärzt	Getrocknete Morchelfrucht	Normal feuchte lebende Morchel- frucht	Stärker feuchte lebende Morchel- frucht
Uhr	C°	C°	C°	C°
5	16	16	13	13
5 ⁰⁵	20	19,5	15	14
5 ¹⁰	23	23,5	18	16,5
5 ¹⁵	25	27	19,5	18,5
5 ²⁰	21,5	24	18,5	18
5 ²⁵	24	26,5	19,5	18,5
5 ³⁰	25	27,5	20	19,5
5 ³⁵	25	28	20,5	20
5 ⁴⁵	25	29,5	20,5	20
5 ⁵⁵	25,2	28,5	20,5	20
6 ¹⁵	25,0	28,5	21	20

Nun wurde die Lampe ausgelöscht und die Temperaturabnahme festgestellt.

6 ²⁰	19,5	21,5	17,5	18
6 ³⁰	18,5	19,5	16	16,5
6 ⁴⁰	17,5	17,5	14,5	15

1) Ich habe sie hier, besonders mit Rücksicht auf die Verwendbarkeit der Ausdrücke für die beabsichtigten systematischen Gruppierungen, als Strahlungsreizung oder Radiosensibilität bezeichnet.

c) Einfluß der Temperatur des Hymeniums und seines Wassergehaltes auf die Reaktion des Stäubens bei der Bestrahlung.

Es war noch zu untersuchen, welchen Einfluß die Temperatur des Hymeniums auf Beginn und Intensität des Stäubens ausübt, sobald die Frucht bestrahlt wird.

Gleiche Teile des Hymeniums desselben Fruchtkörpers wurden teils im Keller bei 10°, teils bei 14° und 20° einen Tag lang gehalten, dann in gleicher Lage aufgestellt und mit derselben Lichtquelle erwärmt. Es zeigte sich, daß alle Stückchen in gleicher Zeit und anscheinend auch in gleichem Grade zu stäuben begannen, sobald die Bestrahlung einwirkte.

Da die Lorchelstückchen hierbei nach verhältnismäßig kurzer Zeit die Temperatur der Umgebung annehmen, wurden die Versuche in der Art wiederholt, daß Teile in Wasser von verschiedener Temperatur eingetaucht und dann unmittelbar der Bestrahlung ausgesetzt wurden. Lorcheln aus Leitungswasser von 13° und 26° begannen fast gleichzeitig zu stäuben. In Wasser von 32° werden die Früchte schneller durchtränkt, das Stäuben in der ersten Minute ist wohl kräftiger, dann sind Unterschiede nicht mehr feststellbar.

Stücke derselben Lorchelfrucht aus eiskaltem Wasser begannen erst nach einer halben Minute stärker zu stäuben.

Da die Strahlung immer Wärme bildet, wenn sie die Körperoberfläche trifft, werden sich die Strahlungs- und Wärmewirkungen hier schwer voneinander trennen lassen, denn wenn es im Experiment auch gelingt, durch Verdunstungskälte die durch Strahlung erzeugten Wärmemengen zu verbrauchen oder abzuleiten, so ist es doch nicht möglich, über ihre Wirkungsart und Intensität im Momente der Einwirkung und Umbildung (in der Ascusregion des Fruchtkörpers) etwas zu ermitteln. Ueber die Verkettung der Auslösungsprozesse kann hier also ebensowenig wie bei den genauer untersuchten Tropismen und Nastieen etwas Näheres ausgesagt werden. Wahrscheinlich ist es, daß die Strahlung nicht direkt, sondern durch Wärmebildung wirkt, denn wenn man den Fruchtkörper unter Wasser beleuchtet und hier für eine dauernde Wärmeableitung Sorge trägt, wird die Wirkung entsprechend herabgesetzt. Die Versuche unter a, b und c zeigen ferner, daß nicht bestimmte (höhere) Temperaturgrade, sondern Temperaturdifferenzen die Auslösung zu bewirken scheinen.

Auch der Feuchtigkeitsgehalt der Lorchelfrüchte hat bei der Wirkung des Strahlenreizes innerhalb weiter Grenzen keinen merklichen Einfluß. Die Fruchtkörper wurden teils mit Wasser vollgesogen, teils in normal feuchtem Zustande, endlich in etwas abgetrocknetem Zustande derselben Beleuchtungsquelle ausgesetzt. Es

zeigten sich im Beginn und der Intensität des Stäubens keine wesentlichen Unterschiede, erst nachdem das Hymenium bis zu einem gewissen Grade eingetrocknet ist, fängt die Reizbarkeit zu leiden an. Daß man durch schnelles intensives Austrocknen jede Entleerung der Sporen verhindern kann, ist früher schon hervorgehoben worden,

Verbleiben die Morcheln im feuchten Zustande ohne Reizeinwirkung, so hängt es von der Temperatur ab, ob und welche Mengen Sporen entleert werden. Werden sie stark angefeuchtet und bei niedriger Temperatur (12°) aufbewahrt, dann tritt Fäulnis ein ohne nennenswerte Entleerung. Bei höherer Temperatur, gegen Bestrahlung isoliert, aufbewahrt, wird ein entsprechend größerer Teil der Sporen entleert, doch tritt auch hier bald Fäulnis ein, ohne daß ein vollständiges Ausstäuben statthat, und um so eher, je stärker die Fruchtkörper angefeuchtet wurden. Will man sich reife Morchelfrüchte für weitere Versuche lebend erhalten, so empfiehlt es sich also, sie ohne Wasserzugabe bei kühler Temperatur gegen Strahlung isoliert an einem trockenen Ort aufzubewahren.

d) Temperaturwerte der Mycelien und Früchte.

Das Studium der Temperaturwerte der Mycelien von *Verpa bohemica* ergab, daß der Temperaturumfang $3-30^{\circ}$ umfaßt und das Optimum bei 22° gelegen ist. (Vgl. die genauen Zahlenangaben und die Temperaturkurve im 1. Heft der Hausschwamm-Forschungen S. 104.) In ähnlichen Grenzen liegen die Temperaturwerte bei den Mycelien aller radiosensiblen Ascomyceten.

Bei den *Lenzites*-Arten konnte durch Zählung der von bestimmten Hymenialflächen in gleichen Zeitfristen geworfenen Sporen nachgewiesen werden, daß diese Zahl von den Temperaturen etwa in derselben Art beeinflußt wird wie die Zuwachslängen des vegetativen Myceliums. Während beim Optimum Unterschiede für Vegetation und Fruktifikation nicht hervortraten, war das Maximum deutlich unterschieden. Bei *Lenzites abietina* unterbleibt bei 34° die Sporenbildung, das vegetative Wachstum schreitet aber — zwar gehemmt — noch fort. Durch Beobachtungen in der Champignonkultur und Züchterei habe ich festgestellt, daß das Wachstum der Fruchtkörper bei einer Temperatur von 22° — dem Optimum des Mycelwachstums — schon so stark gehemmt ist, daß Ernten nicht mehr erzielt werden. Hiernach muß angenommen werden, daß die

Kardinalpunkte der Temperaturwirkung für die Bildungs- und Wachstumsprozesse bei den Früchten offenbar noch niedriger als für die vegetative Entwicklung gelegen sind. Das besagt aber, daß bei Temperaturen oberhalb $22-24^{\circ}$ die Lebensprozesse im Ascus bereits gehemmt, oberhalb 30° vollständig unterbrochen sind. Die Feststellung, daß bei Anwendung geleiteter Wärme makroskopisch sichtbares Stäuben erst in den Grenzen der supraoptimalen Temperaturzone (von etwa $26-30^{\circ}$) und darüber stattfindet, während bei Bestrahlung die optimale Temperaturzone (22°) nicht überschritten zu werden braucht, spricht ebenfalls dafür, daß wir in der Sonnenbestrahlung den natürlichen Reiz für die Ascusejakulation vor uns haben und daß die durch die temperaturerhöhende Wirkung der Strahlung herbeigeführte Reizreaktion von der durch die hemmende Wirkung supraoptimaler Temperaturgrade erzeugten zu unterscheiden ist.

e) Wirkung ultramaximaler Temperaturen.

Diese Auffassung wird dadurch bestärkt, daß noch höhere Temperaturen als 40° , die in der Natur nicht mehr in Frage kommen und die eine schnelle Abtötung des Hymeniums zur Folge haben, dieselbe Reizwirkung auf die Asken ausüben.

Zum Versuch dienten möglichst glatte, flache Stückchen des Hymeniums von *Gyromitra esculenta*, die auf den Boden eines tiefen Becherglases gelegt und oberseits mit Deckgläschen bedeckt wurden. Das schmale Becherglas wurde oben mit einem dichten Wattestopfen geschlossen und in ein Wasserbad von 50° eingesenkt. Nach 5 Min. war das Fanggläschen mit einer gleichmäßigen Sporenschicht stark beworfen (ca. 300 Sporen im Gesichtsfelde). Nun wurde ein neues Fanggläschen aufgelegt und das Bechergläschen in ein Wasserbad von 60° 5 Min. lang eingesenkt. Nach Ablauf des Versuches zeigte sich das Deckgläschen noch etwas stärker als vorher mit Sporen beworfen. Es wurde nun wiederum das Fanggläschen gewechselt und das Becherglas in Wasser von 70° gehalten. Nach 5 Min. war das aufgelegte Gläschen nur noch verhältnismäßig schwach beworfen, es konnten 60–70 Sporen in jedem Gesichtsfelde gezählt werden. Nun wurde das Bechergläschen wiederum 5 Min. bei 70° gehalten und es waren jetzt nur noch 6–12 Sporen zu zählen; nach weiteren 5 Min. bei 70° war das aufgelegte Gläschen nicht mehr beworfen, das Morchelstück ganz verfeuchtet und verfallen.

Es wurde nun ein neues etwa gleich beschaffenes Stück derselben Morchelfrucht verwendet und gleich in die Temperatur von 70° eingesetzt: nach 5 Min. war das aufgelegte Gläschen stark beworfen, an manchen Stellen mit mehrfachen Sporenschichten, nach weiteren 5 Min. waren auf dem Gläschen nur noch 20–30 Sporen im Gesichtsfelde vorhanden und nach nochmaliger Wiederholung des Versuches waren auf dem Gläschen keine Sporen mehr nachweisbar. Das verfeuchtete Stückchen wurde nach 3-stündiger Pause nochmals eingesetzt, doch blieb der Versuch resultatlos.

Im folgenden Versuch bei 80° wurde nun das aufgelegte Gläschen nach 5 Min. ebenfalls stark beworfen, wie etwa bei 70° , bei Wiederholung des Versuches zeigte sich jedoch, daß ein erneutes Auswerfen nicht mehr erfolgte, daß also bei 80° bereits nach 5 Min. die völlige Entleerung und das Ende des Sporenwurfes erreicht war.

Die gleichen Resultate wurden bei 90 und 100° erzielt.

Bei 100° wurde der Versuch noch in der Weise modifiziert, daß das Bechergläschen nur 2 Min. in dem siedenden Wasser verblieb. Das Fanggläschen war nach dieser Zeit bereits dicht beworfen. Nach weiteren 2 Min. war noch ein dünner Sporenbelag vorhanden (etwa 100 Sporen im Gesichtsfelde), erst nach weiteren 2 Min. war die Ejakulation beendet.

Die verhältnismäßig lange Dauer des Werfens erklärt sich daraus, daß bei der beschriebenen Versuchsanstellung die Glaswand des Bechers die Wärme nicht so schnell überleitet, das Morchelstückchen wurde daher in einem besonderen Versuche direkt in das heiße Wasser eingetragen. Das Wasser trübte sich sofort von den ausgeworfenen (bereits auf dem Hymenium befindliche Sporen würden kaltes Wasser ebenso trüben) Morchelsporen. Abgespült und nochmals in siedendes Wasser gehalten war eine Trübung nicht mehr wahrzunehmen.

Da hier die Temperatur von ca. 100° unmittelbar einwirkt, so muß aus dieser Versuchsreihe geschlossen werden, daß die abtötend wirkenden ultramaximalen Temperaturen den Prozeß der Ejakulation, also die Schleudernfunktion des Ascus nicht augenblicklich aufheben, sondern ganz im Gegenteil: je höher die Temperatur und je intensiver die abtötende Einwirkung, desto mehr Askien kommen in den ersten Zeitabschnitten zur Entleerung.

f) Wirkung chemischer Abtötungsmittel auf die Sporenejakulation.

Es wurde zunächst Chloroform geprüft in der Art, daß unter eine kleinere Glasglocke, unter welcher sich Morchelfrüchte oder Stücke derselben befanden, mit Chloroform getränkte Wattebausche gebracht wurden. Sobald der Chloroformdampf einwirkt, beginnt das Hymenium stark zu stäuben und sich zu verfeuchten, ähnlich wie bei der Abtötung durch hohe Temperaturen. Bedeckt man das Hymenium mit Fanggläschen, so kann man die ejakulierten Sporen auffangen.

Wir wissen, daß durch die Einwirkung von Chloroformdämpfen die Reaktionsfähigkeit bei vielen reizbaren Pflanzenorganen (*Mimosa*, *Berberis*- und *Cynareenstaubfäden*) sistiert wird. PFEFFER hat dargelegt, daß es sich hierbei um die Ausschaltung irgendeines Gliedes des sensorischen Reizprozesses handelt. Nach CZAPEK soll beim Geotropismus die Motilität (Reaktionstätigkeit und Reaktionsfähigkeit) stärker unterdrückt sein als die Sensibilität. Wir sehen, daß hier die sensorischen und auslösenden Prozesse durch die Chloroformwirkung nicht gehemmt, sondern stark erregt werden.

Genau die gleiche Wirkung trat nun aber auch unter dem Einfluß von Aetherdampf, Schwefelkohlenstoff, Ammoniak und anderer

giftiger Gase zutage. Diese und die vorangehenden Resultate erweisen, daß dieselben Vorgänge, die mit der Abtötung des lebenden Plasmas verbunden sind, hier zugleich als Reiz für die Sporenejakulation einwirken, und daß auch schon Wachstumshemmungen, die ein allmähliches Absterben zur Folge haben, reizauslösend einwirken.

Die Verfeuchtung, welche den Zustand der stark gereizten und getöteten Hymenien äußerlich kennzeichnet, ist nicht, bzw. nicht in erster Linie auf den Austritt plasmatischen Inhalts aus den Asken, sondern auf das unter Wasseraustritt erfolgende Absterben der Paraphysen und des darunter befindlichen subhymenialen Fadengeflechtes zurückzuführen, denn es konnte festgestellt werden, daß unreife Hymenien von *Gyromitra*, die noch keine Asken enthalten, unter der Einwirkung von Chloroformdämpfen in ähnlicher Art kollabieren und sich verfeuchten, wie die gereiften Hymenien.

g) Die Vorgänge bei der Sporenejakulation unter verschiedenen Bedingungen.

Die letzt behandelte Temperaturwirkung auf den Ejakulationsprozeß beginnt dort, wo dieselbe auf die übrigen Lebensprozesse hemmend einwirkt, also oberhalb des Optimums, sie wird aber erst auffällig mit dem Beginn der tötenden Temperaturwirkung in der Nähe des Maximums und oberhalb desselben. Nach unseren Feststellungen reicht nun die Wirkung der Temperatursteigerung auf den Sporenentleerungsprozeß bis zu Temperaturen hinauf (100°), welche die lebende Substanz sofort abtöten. Man kann auf Grund der unter e) angeführten Versuche aussagen, daß intensives Stäuben während derselben Zeitfrist beobachtet wird, die zur Abtötung des Pilzplasmas bei der betreffenden Temperatur erforderlich ist: bei 40° dauerte die Abtötung des Hymeniums ca. 6 Stunden, während der ganzen Zeit fand intensives Stäuben statt; bei 70° dauerte das Stäuben und die Abtötung 10 Minuten, bei 80° 5 Minuten, bei 100° 2 Minuten unter den voraufgehend mitgeteilten Bedingungen. Sie weisen wohl hin, daß die innerhalb normaler Temperaturgrenzen (etwa bis 24°) unter dem Einfluß der Strahlung und die oberhalb derselben ohne jede andere Reizung sich vollziehende Ejakulation als grundsätzlich verschiedenartige Vorgänge zu beurteilen sind, machen es aber zweifelhaft, ob der Ejakulationsvorgang als solcher über-

haupt noch in den Bereich der Lebensprozesse mit einzubeziehen ist. Er kann als ein rein mechanischer Vorgang an das Ende des vitalen Entwicklungsprozesses eingeschaltet sein, aber gleichwohl nur durch Reizverkettungen auslösbar und in Betrieb zu setzen sein, die noch im lebenden Plasma vollzogen werden. Asken, die durch Trocknen oder Eintragen in Alkohol getötet sind, können nicht mehr zur Ejakulation gebracht werden; die Voraussetzung für den Prozeß ist und

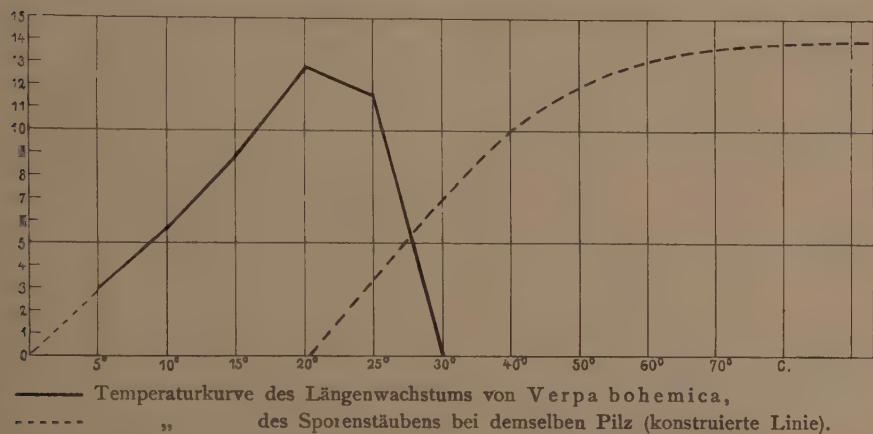


Fig. 4.

bleibt immer der lebende Ascus, der alle Charaktere lebender Zellen aufweist.

h) Vitale Hemmung und Hemmungsbeseitigung.

Wir haben hier den vielleicht einzig dastehenden Fall, daß der Ejakulationsprozeß durch Temperaturen von 20° an bis 100° hin in seinem zeitlichen Ablauf und in seiner Intensität beschleunigt wird, während die Beschleunigung des normalen Wachstums und aller eigentlichen Lebensprozesse bei diesen Arten sich in den Grenzen von 3—28° vollzieht (siehe Kurve). Daraus wurde abgeleitet, daß der Ejakulationsvorgang mit normalen Wachstumsprozessen nicht vergleichbar ist und in seiner letzten Phase mit der Lebenstätigkeit des Plasmas wohl nur in mittelbarer Beziehung steht. Bestätigt wird diese Auffassung dadurch, daß auch andere Abtötungsmittel den Eintritt der Ejakulation bei den reizempfindlichen Ascomyceten nicht aufheben, sondern in gleicher Weise im Moment der Abtötung beschleunigen.

Gleichwohl ist daran festzuhalten, daß nur das lebende Hymenium, der lebende Ascus, zur Ejakulation befähigt ist. Nur das

lebende Plasma kann die komplizierten Vorgänge der Reizaufnahme, Reizübertragung und damit die Auslösung bzw. in Betriebsetzung der Ejakulationvorgänge bewirken, die hier in Frage kommen.

Wir gelangen auf diesem Wege im Gegenteil zu der Auffassung, daß gerade das Verharren der ausgereiften Asken im Hymenium und die Steigerung ihrer Reizempfindlichkeit eine dauernde Lebenstätigkeit des Askenplasmas zum Ausdruck bringen und daß dann mit der Abschwächung bzw. dem Aufhören dieser Plasmatatigkeit der Eintritt der Ejakulation in irgend einem Zusammenhang stehen kann. Bei den reizunempfindlichen Ascomyceten mit geschlossenen Hymenien vollzieht sich die Ejakulation als letzter Akt der normalen Entwicklungsvorgänge und wird durch dieselben Faktoren beschleunigt und unterbrochen, die jede andere Lebenstätigkeit behindern. Aus diesen Gründen kann angenommen werden, daß bei allen reizempfindlichen Ascomyceten ein vitaler, d. h. vom lebenden Plasma betätigter Hemmungsprozeß zwischen Ascusreifung und Ejakulation eingeschaltet ist, welcher den normalen Ablauf des letztgenannten Vorganges so lange verhindert, bis er von bestimmten Reizen ausgeschaltet wird. Wird die Lebenstätigkeit des Plasmas gehemmt oder unterbrochen, so werden mit ihm zugleich die Hemmungskräfte geschwächt oder beseitigt, und die Ejakulation geht vonstatten. Dieser letzte Ablauf des Ejakulationsvorganges kann also auch als rein mechanischer gedacht werden, denn er erfolgt bei Temperaturen oder unter der Einwirkung von Giften, die den Lebensprozeß schnell unterbrechen.

Diese Auffassung, zu der wir durch die mitgeteilten Tatsachen notwendig gelangen, führt uns weiter dazu, auch die unter normalen Verhältnissen bei optimalen Temperaturen sich vollziehende Reizung als einen Vorgang zu verstehen, der die Beseitigung der hier angenommenen vitalen Hemmung zur Folge hat, ohne indessen das Plasma bzw. das noch lebensfähige Fruchtkörpergewebe schädigen zu müssen.

Im übrigen kann freilich über diese Vorgänge der Hemmung und Hemmungsbeseitigung nichts Näheres ausgesagt werden. Die Dehnung des Askenschlauches, welche der Ejakulation unmittelbar vorangeht, kann jedenfalls nur bedingt sein durch eine Steigerung des osmotischen Druckes im Zellplasma, und man kann sich z. B. vorstellen, daß im lebenden Ascus komplexe organische Salze gebildet werden,

die mit der Beseitigung der Hemmung in einfache Moleküle zerfallen und so den gesteigerten osmotischen Druck und den dadurch bedingten Ejakulationsvorgang herbeiführen.

i) Analoge Erscheinungen.

Ganz analoge Verhältnisse und Erscheinungen finden wir bei den wind- und luftzugempfindlichen Discomyceten wieder, die in einem im nächsten Hefte folgenden II. Teil behandelt werden¹⁾. Bei diesen wird die Reizung unter denselben Erscheinungen nicht durch Strahlenwirkung, sondern durch Berührungsreize (Bepusten, Berühren, Bepinseln) ausgelöst. Dies beweist am besten, daß der ganze Vorgang ganz unabhängig von Temperaturerhöhungen verlaufen kann, und daß daher auch die Strahlenwirkung nicht notwendig lediglich als eine Temperaturdifferenzwirkung zu betrachten ist.

Erwähnenswert ist, daß das in der Gärtnerei angewendete „Treiben“ von Blütenpflanzen durch analoge Methoden (Aetherisieren, Heißwasseranwendung) und andere die Lebensprozesse schädigende Einflüsse (Radiumemanation nach MOLISCH) herbeigeführt werden kann, und daß es sich wohl auch hier nur um die Beseitigung von eingeschalteten vitalen Hemmungen handeln kann, die unter natürlichen Verhältnissen durch zeitliche Einflüsse überwunden werden.

k) Allgemeines über den Wärmeaustausch eines Körpers durch Strahlung und Leitung.

A. Durch Strahlung.

1. Die Wärmeaufnahme des Fruchtkörpers durch Strahlung ist, abgesehen von der jeweiligen Strahlungsintensität, abhängig von einer Strahlungskonstante und von der Beschaffenheit der Umgebung (Luft). Sie ist um so größer, je geringer das Absorptionsvermögen der umgebenden Luft — bei trockener, reiner Luft ist es daher am geringsten — und je höher der Wert der Strahlungskonstante ist. Die letztere ist von der Oberflächenbeschaffenheit abhängig, sie nähert sich für polierte Metalloberflächen = 0 und erreicht den höchsten Wert (4,9) für rauhe, dunkle Oberflächen.

2. Wärmeabgabe durch Strahlung hat hier in erster Linie zur Voraussetzung, daß eine wesentliche Temperaturerhöhung

1) Auch hier handelt es sich um eine spezifische Sensibilität, die weder als Stoß noch als Tastreiz anzusehen ist, also weder dem *Mimosa*-, noch dem Rankentypus entspricht.

gegenüber den Körpern der Umgebung besteht, und daß, sofern dies der Fall, die Strahlungskonstante dieser Körper nicht erheblich geringer ist.

B. Durch Leitung.

1. Die Wärmeaufnahme pro Zeit und Flächeneinheit durch Leitung ist abhängig von dem Temperaturunterschied gegen die umgebende Luft und dem ihr eigenen Uebergangskoeffizienten.

2. Wärmeabgabe des Fruchtkörpers an die umgebende Luft durch Leitung wird um so größer sein, je mehr seine Temperatur die der Luft übersteigt, und je geringer die Differenz gegen die übrigen Körper der unmittelbaren Umgebung und falls diese vorhanden ist, je mehr die Strahlungskonstante sich dem 0-Wert nähert.

Hieraus ergibt sich, daß die Wärmeaufnahme aus der Sonnenstrahlung unter den natürlichen Verhältnissen im wesentlichen von der Oberflächenbeschaffenheit des Fruchtkörpers abhängt, die Wärmeabgabe, abgesehen von der Verdunstungswärme, durch Leitung an die umgebende Luft erfolgt, da die Körper der Umgebung und der Erdboden gleichzeitig bestrahlt und erwärmt werden. Die physikalische Bedeutung der Oberflächenbeschaffenheit der radiosensiblen Ascomyceten soll daher noch etwas näher besprochen werden.

1) Schwarze Körper in der Natur.

Es handelt sich nämlich in diesen Kammern und Faltenhöhlen um die natürliche Verwirklichung eines ideal schwarzen Körpers, den KIRCHHOFF bei der Herleitung eines Gesetzes von der Emission und Absorption theoretisch in die Physik eingeführt hat. KIRCHHOFF definiert ihn als einen solchen, der alle auf ihn fallenden Strahlungen absorbiert, also weder Strahlen reflektiert noch solche hindurchläßt. Ein solcher physikalisch schwarzer Körper ist aber erst später von W. WIEN und O. LUMMER tatsächlich verwirklicht worden in Gestalt eines innen geschwärzten Hohlraumes, in welchen durch eine seitliche Oeffnung ein Strahlenbündel eintreten kann. Durch diese Konstruktion wurde bewirkt, daß alle auffallende Strahlung infolge mehrfacher Reflexion absorbiert und das Absorptionsvermögen tatsächlich gleich 1 wird. In den Kammern der radiosensiblen Ascomyceten hat die Natur solche schwarzen Körper also schon verwirklicht, allerdings nur für die niederen Temperaturgrade bis ca. 40°, während die von LUMMER-

WIEN konstruierten anorganischen Körper Temperaturen bis über 1500° aushalten.

Indem unsere strahlenempfindlichen Ascomycetenfrüchte die gesamte Strahlung absorbieren und umformen, ohne selbst eine erhebliche Temperaturüberhöhung zu erfahren, sind sie in weiterer Hinsicht als Transformatoren der strahlenden Energieform anzusehen. Die gesamte Wärmemenge wird, soweit sie nicht für die Wasserverdunstung absorbiert wird, den angrenzenden Luftschichten übertragen, die dadurch in dauernde Bewegung geraten. Diese Luftströmungen sind es dann, welche den Transport der ejakulierten Sporen übernehmen. Da gleichzeitig mit den Pilzfrüchten auch die umgebende Erdoberfläche bestrahlt und erwärmt wird, kommen die in den Kammern und Höhlungen der radiosensiblen Helvellaceen entstehenden Luftströmungen natürlich im wesentlichen nur für den Transport der Sporen aus diesen Kammern und Höhlungen und dem unmittelbaren Bereich der Fruchtkörperoberfläche in den umgebenden Luftraum in Betracht, wie dies an späterer Stelle experimentell belegt wird. Es handelt sich hier also bei den Kammern und Faltenmärgen der höchstorganisierten Ascomyceten um Organisationen, die den höchststehenden Arttypen in der Klasse der Basidiomyceten (besonders Polyporeen) in biologischer Hinsicht homolog sind, welche durch Bildung von Eigenwärme unter gewissen Umständen in ähnlicher Art für die Verbreitung der Sporen mitsorgen können.

6. Beobachtungen an Vertretern anderer Gattungen und Gattungstypen.

Es sind nun im Laufe der Zeit eine Reihe anderer Vertreter aus der Familie der Helvellaceen in der gleichen Art geprüft worden. Es war von vornherein zu erwarten, daß alle Formen mit dunkler matter Oberfläche, die oft wie berußt aussieht, und besonders solche, die eine faltenförmige oder kammerartige Struktur besitzen, strahlenempfindlich sind. Dies hat sich allgemein bestätigt.

1. Gyromitren.

a) Falten- und Warzenform von *Gyromitra esculenta*.

Wenn man die Gestaltung des Hymenials näher ins Auge faßt, lassen sich 3 verschiedene Typen unterscheiden: der erste mit schwachfaltigem bis glattem Hymenial (eine Abbildung findet sich in GRAM-

BERG, Die Pilze der Heimat, Tafel 48), der zweite mit typisch faltigem (Taf. II, Fig. 1) und ein dritter mit ausgesprochen warzenförmigem Hymenial (Taf. II, Fig. 2).

Zwischen Typ 1 und 2 finden sich alle Uebergänge, so daß sie nicht voneinander zu trennen sind, dagegen fällt die Form 3 so sehr heraus, daß ich sie aus Hunderten sofort herausfand. In der Auffassung, daß hier eine besondere Art oder Unterart vorliegt, werde ich dadurch bestärkt, daß bei einem im Mai d. Js. erhaltenen Exemplar die vergleichende Messung deutliche Unterschiede in der Sporen- und Ascusgröße gegenüber der gleichzeitig untersuchten typischen schwachfaltigen Form ergab, und zwar sind diese Organe bei der warzigen Form kleiner im Verhältnis von 4:3. Ihre Sporen sind wohl die kleinsten in der ganzen Gruppe der großen radiosensiblen Arten (Taf. I, Fig. 7) und ihre Reizempfindlichkeit noch etwas geringer als die der typisch-faltigen *Esculenta*. Die Asken und Paraphysen sind im Hymenium dichter zusammengestellt, worauf die festere derbere Konsistenz der Früchte zurückzuführen ist, die Färbung der Hymenialoberfläche ist heller, mehr rötlich, mit verblaßten Stellen.

Sporen-		Ascus-	
Länge	Breite	Länge	Breite
1. Die Warzen-Lorchel.			
17—20 μ	9—11 μ	200—225 μ	8—9 μ
2. Die Falten-Lorchel.			
19—24 μ	9,5—12 μ	275—325 μ	11—13 μ

b) März- und April-Lorchel.

An dieser Stelle ist ferner hervorzuheben, daß von der *Gyromitra esculenta* 2 Typen existieren, die als März- und April-Lorchel zu unterscheiden sind, und auch an manchen Orten Schlesiens von der Bevölkerung schon unter diesem Namen unterschieden werden. Ich habe im zeitigen Frühjahr im Waldbezirke Neumühl bei Küstrin (April 1909) das Auftreten der Morcheln beobachtet und gefunden, daß sie dort überall an lichten Stellen, wo die Sonne reichlich Zutritt hatte, hervorbrechen, besonders an Waldwegen und frischen Schlägen. Ich konnte mich auch davon überzeugen, daß diese am zeitigsten im Frühjahr auftretende Morchel eine tief braune, fast schwarze Farbe besitzt, während die später im April und Mai erscheinende erheblich heller gefärbt ist. Es ist zu vermuten, daß die

stärker geschwärzte Oberfläche einer Einstellung auf die geringere Intensität der Sonnenstrahlung im zeitigsten Frühjahr entspricht. Diese Beobachtung macht es verständlich, daß die später im Sommer auftretenden radiosensiblen Arten und solche, die auf Wiesen usw. der Strahlung stark ausgesetzt sind, im allgemeinen eine heller gefärbte Oberfläche besitzen.

c) Eine wohl unterschiedene Art der Gattung *Gyromitra* ist *gigas*, die mit *esculenta* vermischt auf den Breslauer Pilzmarkt kommt, aber weit seltener als diese (auch in Laubwäldern) anzutreffen ist¹⁾. Eine schwarzbraune Märzform ist von ihr nicht bekannt. Mit Bezug auf ihre Reizempfindlichkeit kann sie der März- und der April-Lorchel als dritter Typus angefügt werden, denn sie ist empfindlicher als beide. Ihr Hymenium ist noch heller gefärbt als das der April-Lorchel und zeigt oft ebene oder schwach gewellte Flächen, oder nur ganz flach gefaltete oder gebuckelte Oberflächenbildung. Sie ist schon äußerlich leicht von der stärker gefalteten *esculenta* zu unterscheiden. Die Oberfläche selbst zeigt einen hellbraunen rußartigen Ueberzug und punktförmige Vertiefungen, die oft gleichmäßig über die ganze Oberfläche verteilt sind. Ich bringe hier auf der Taf. I, Fig. 4a ein photographisch getreues Bild von dem mehrfach unrichtig abgebildeten Pilz.

2. *Verpa*.

Bereits im Mai 1905 konnte auch die sehr interessante *Verpa bohemica* geprüft werden: sie besitzt ähnliche Falten wie *Gyromitra*, nur sind sie erheblich flacher und verlaufen regelmäßig parallel in der Längsrichtung des Hutes. Auffällig tritt hier gegenüber der *Gyromitra*-Form der regelmäßig glockenförmig gebildete Hut und der hohe Stiel hervor, die scharf gegeneinander abgegrenzt sind.

Die Oberfläche des Hymenials zeigt mattbraune Färbung und rußartigen Reif.

Diese Form erweist sich nun bei der Prüfung als außerordentlich radiosensil; sie kann den 3 vorgenannten in dieser Hinsicht als 4. Typus angeschlossen werden; das Stäuben beginnt fast momentan, sobald der Hut bestrahlt wird. Bei längerer Reizung färbt er sich

1) Von KROMBHOLZ 1834 beschrieben.

dunkler und verfeuchtet sich, bis er schließlich abstirbt. Fruchtkörper, die im Versuch schon etwas stärker bewärmt wurden, gehen leicht in Fäulnis über. Der zarte Pilz ist offenbar eine ephemere Erscheinung, der eine starke Reizperiode nicht überdauert. Er hat die größten Sporen, welche im Pilzreich überhaupt vorkommen, 20 μ breit und 60—80 μ lang. Die Sporen leuchten bei geeigneter Beleuchtung wie größere Sonnenstäubchen und lassen sich daher auf ihren Wegen durch die Luft leichter verfolgen.

Es wurde hier die interessante Erscheinung beobachtet, daß derartige in Fäulnis übergehende Fruchtkörper den Mechanismus

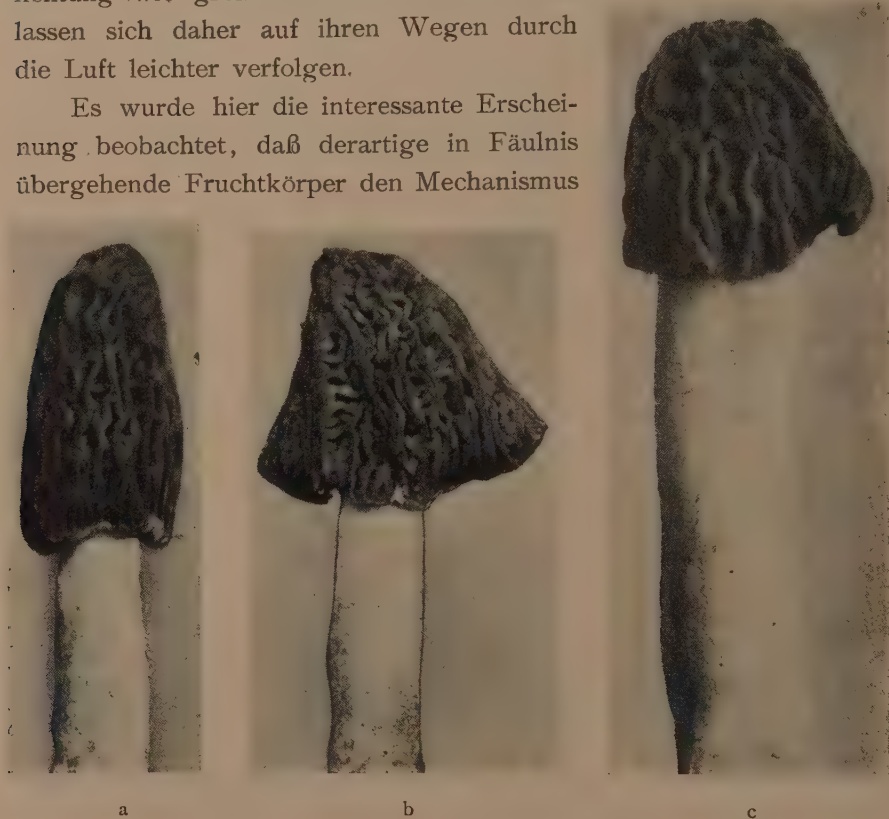


Fig. 5. *Verpa bohemica* KROMBH. a und b unreif, c reif.

der Sporenentleerung noch betätigen können und den anscheinend in Desorganisation begriffenen Ascushalt auswerfen. Letzterer findet sich dann in Form unregelmäßig großer Plasmotropfen auf dem Fanggläschen und rührt wahrscheinlich von jungen Asken her, die sich nicht mehr normal ausbilden konnten, aber reizreif (notreif) geworden sind.

3. *Morchella*-Arten.

Wir kommen nun zur Gattung *Morchella*, welche die höchstdifferenzierten Fruchtkörper in dieser Familie aufweist und welche

auch von den Systematikern entweder an den Anfang oder an das Ende der Ascomyceten-Reihe gestellt wird. Die Ausgestaltung des Hymenials ist bis zur regelmäßigen Hutbildung vorgeschritten. Die

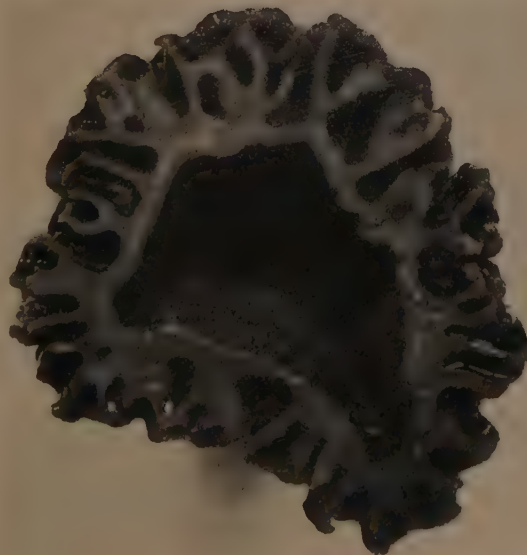


a



b

Hüte besitzen einen wohlausgebildeten, meist scharf abgesetzten Stiel von der Höhe der Basidiomyceten-Stiele. Das Hymenium ist nicht mehr unregelmäßig gefaltet, sondern als ein regelmäßiges System von



c

Fig. 6. *Morchella esculenta*, reife Frucht. Die Kammerbildung: a in der Aufsicht, b im Längsschnitt, c im Querschnitt; letzterer zeigt die Bildung von Doppelkammern durch Verzweigung der Kammerwände.

Kammern ausgebildet, deren Wände in gewisser Weise an die Lamellen der Agaricineen erinnern, in ihrer Gesamtheit einem sehr weiten Röhrenhymenial vergleichbar sind. Die Oberfläche selbst ist mehr oder weniger dunkelfarbig, und oft auch reifartig überzogen.

Ich habe 3 Formen dieser Gattung näher prüfen können, die *M. rimosipes* DE CAND., *conica* und *esculenta*. Exemplare von *Morchella rimosipes* erhielt ich am 12. Mai 1906 und konnte mich sogleich überzeugen, daß sie in hohem Grade radiosensil sind,



Fig. 7. *Morchella rimosipes*, reife Stadien.

ihre Empfindlichkeit übertrifft diejenige der *Gyromitra* Arten und gehört dem 4. Typus an. Das Hymenium dieser Form zeigt noch ähnliche Falten wie *Verpa*, sie verlaufen in regelmäßigen Abständen als flache Leisten vom Scheitel nach der Basis des Hutes und sind durch Querleisten noch unregelmäßig, aber tiefer als bei *Verpa* gekammert. Sie sind auch in bezug auf die freie Hutbildung als eine Zwischenform der freihütigen *Verpa* und der echten Morcheln zu betrachten, deren Hymenial mit dem nach oben hutartig erweiterten Stiel vollständig verwachsen ist.

Die *Morchella conica*, die ich ebenfalls im Mai 1906 prüfen konnte, hat ziemlich regelmäßig ausgebildete Kammern. Lamellenartige Längs- und Querleisten sind auf der Oberfläche regelmäßig angeordnet und bilden längliche, fast rechteckige Gruben, die Oberfläche ist gelbbraun gefärbt. Die Fruchtkörper reagieren ebenfalls außerordentlich empfindlich.

Neben der in Fig. 8a—c abgebildeten kommt ein abweichend gebildeter Formtyp mit unregelmäßig eiförmiger Hutbildung und langgestreckten Kammern vor. Die von Frau HELENE MÖLLER-Eberswalde nach der Natur gezeichnete und von Herrn Oberforstmeister

MÖLLER freundlichst hierfür überlassene Abbildung Fig. 9 stellt ein unreifes Stadium dieser Pilzform dar. WEBERBAUER hat die reife Frucht dieser Art in seinem Tafelwerk „Die Pilze Nord-Deutschlands“,

Fig. 8a.

Fig. 8c.

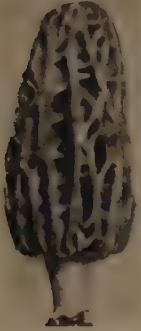


Fig. 8b.



Fig. 9.



Fig. 8a—c. *Morchella conica* in verschiedenen Entwicklungsstadien. a Unreif, die Rippen mit breitem Rücken, Stiel und Kammern unentwickelt, ebenso das Hymenium. b Halbreif, mit fast vollendetem Stiel und Kammerbildung und beginnender Askenreife. c Reif, alle Teile voll ausgebildet, die Rippen mit schmäler, leicht verletzlicher Schneide, das Hymenium mit Asken gefüllt; bei Bestrahlung stäubend.

Fig. 9. *Morchella conica* PERS. (forma ovoidea), unreifes Stadium. (Helene Möller fec.)

I, Taf. VI, Fig. 1, farbig abgebildet. Sporenform und Größe stimmen bei beiden Formen überein.

4. *Discina radiosensilis*.

Am 7. Mai 1906 brachte meine Frau 2 lädierte Exemplare einer neuen Morchelart vom Breslauer Pilzmarkt. Die Marktfrau hatte

diese Pilze von den feil gebotenen Gyromitren abgesondert, da ihr die abweichende Form auffiel. Die Fruchtkörper sind in Fig. 3 a u. b der Taf. II abgebildet, sie stellen eine kurzgestielte Scheibe dar, deren Oberfläche ein wenig gebuckelt, an manchen Stellen fast flach, in der Regel aber mit kleinen muldenartigen Vertiefungen und unregelmäßigen Buckeln bis 0,5 cm Höhe versehen ist. In der Mitte zeigt die Scheibe eine deutliche Einsenkung, an der Stelle nämlich, an welcher sie einem kurzen Stiele aufsitzt. Der Stiel, der auch exzentrisch steht, ist etwa 1 cm hoch, unregelmäßig gebildet, oben bis 2 cm dick, nach unten verschmälert, fleischig fest und gefüllt. Er trägt an der Oberfläche wulstförmige Erhebungen, welche sich trägerartig gegen die Scheibe erweitern und diese von unten her stützen.

Die Scheibe selbst hat in dem einen Exemplar 7 cm, in dem anderen nur 5,5 cm. im Durchmesser. Die Oberfläche ist von dunkler kastanienbrauner Farbe, ganz ähnlich der Färbung von *Gyromitra esculenta*. Sie zeigt außerdem einen rußartigen Belag und feine unregelmäßige Risse und Punkte. Die Dicke der Scheibe beträgt 2—4 mm, das Fleisch ist von derber fester Beschaffenheit, so daß einzelne Stücke des Hymeniums von solchen der Gyromitren äußerlich nicht zu unterscheiden sind.

Vor der Lampe begann der Fruchtkörper schwach zu stäuben und setzte dasselbe bei weiterer Belichtung ununterbrochen fort. Sie erweist sich somit als eine in die Gruppe der radiosensiblen Morchelarten gehörige Form, die möglicherweise bereits als *Pezizenart* beschrieben worden ist.

Die Asken sind 400 μ lang, 20—25 μ breit, fast zylindrisch und 8-sporig. Die Sporen beiderseits verschmälert (spindelförmig) und in eine stachelartige Spitze auslaufend, 50 μ lang, die aufgesetzten Spitzchen stärker lichtbrechend, bis 5 μ lang und an der Basis etwa 5 μ breit. Die reifen Sporen meist mit 3 Öltröpfchen, einem größeren in der Mitte; der Stachel entspricht den warzenförmigen Anhängseln bei *Gyromitra gigas*, ist aber stärker und regelmäßiger ausgebildet. Paraphysen fadenförmig, nach oben ganz schwach keulig verdickt, im oberen Teil mit braunem körnigen Inhalt, der sich nach der Spitze zu allmählich anhäuft, so daß im Querschnitt die obersten gefärbten Hymeniumsschichten nach unten allmählich ganz verblassen. Wie ich noch kurz vor dem Druck feststelle, hat BUBAK anscheinend denselben Pilz bereits in Böhmen im April an einem Waldrande bei Tabor gefunden und als *Peziza macrosperma* benannt und beschrieben. Da dieser Artnamen bereits vergeben war, kann vorläufig noch der von mir gewählte bestehen bleiben, er mag zum Ausdruck bringen, daß es eine ganze Gruppe von *Peziza*-Arten gibt, die den radiosensiblen *Helvellaceen* angehört. Es sind dies vornehmlich die von SACCARDO in der Untergattung *Discina* vereinigten Arten. Die von FÜCKEL als *Rhizaria reticulata* beschriebene Art mit ihrer faltig-netzig ausgebildeten Scheibenoberfläche stellt wahrscheinlich einen Ubergangstyp nach der Gattung *Gyromitra* dar, und kann als besonderer Typ — der faltigen Scheibe — angesehen werden.

5. *Helvella*-Typen.

Die bisherige Gattung *Helvella* müssen wir nach ihren physiologischen und gestaltlichen Charakteren in zwei Gattungstypen spalten, bei dem einen finden wir eine dunkle Oberfläche und einen leicht gebauten Stiel, wie ihn die übrigen radiosensiblen Morchelarten haben, bei dem anderen eine hellfarbige hymeniale Oberfläche und eine durch Rippenbildung usw. gegen Zugkräfte widerstandsfähig ausgerüstete Stielbildung, die an die bisherige Untergattung *Macropodia* unter den *Pezizaceen* anschließt. Als Vertreter des



Fig. 10. *Helvella infula*: Typ einer radiosensiblen *Helvellacee*, etwas verkleinert.

erstgenannten Typus sei hier *Helvella infula*, für den zweiten *H. crispa* angeführt. Die Prüfung hat nun ergeben, daß nur der *Helvella infula*-Typ radiosensil ist, *H. crispa* dagegen weder auf Belichtung noch auf Bewärmung, sondern auf Bepusten und Bepinseln, also auf Windreizung reagiert. Nach der Uebereinstimmung in der Oberflächenbeschaffenheit und der Stielbildung ist anzunehmen, daß *Helvella Ephippium* wie *infula*, dagegen *H. lacunosa* und *elastica* mit elastisch-widerstandsfähiger Stielbildung wie *crispa* sich verhält. Für *H. lacunosa* konnte dies bereits experimentell bestätigt werden, die übrigen Arten habe ich nicht lebend erhalten können¹⁾.

1) Bei dieser Gelegenheit möchte ich an den Leser die Bitte richten, mich durch Zusendung frischer lebender Exemplare der selten vorkommenden Arten zu unterstützen.

6. Geoglossaceen.

Aus der Formenreihe der Geoglossaceen mit dunkel gefärbter, rauher Oberfläche konnten 2 Arten, *Geoglossum glutinosum* und *glabrum*, untersucht werden. Vor der Lampe begann der Fruchtkörper von *glutinosum* nach 2—3 Minuten erst schwach, dann allmählich immer stärker zu stäuben, so daß man die Sporen schließlich deutlich in kleinen Wolken sich verbreiten sah. Ein Fruchtkörper von *Geoglossum glabrum* erwies sich ebenfalls

als radiosensil. Derselbe reagierte noch empfindlicher auf Bestrahlung als *glutinosum*, bei Erwärmung war er weniger empfindlich.

Zwei gleichbeschaffene Fruchtkörper von *G. glabrum* wurden auf dem Boden hoher Bechergläser in normaler Lage befestigt und in die Gläser von oben her ein Etagegestell mit Fanggläsern eingehängt. Die Bechergläser wurden geschlossen und sodann in ein Wasserbad von 45° gesteckt, dessen Temperatur langsam absank. Das eine Becherglas war innen berußt, das andere mit Stanniol belegt. Nach 12 Stunden zeigte sich, daß in dem berußten Gefäß etwa 6mal so viel Sporen verbreitet und auf den Fanggläsern abgesetzt waren wie an den mit Stanniol belegten.

Es wurden auch Querschnitte von *Geoglossum glabrum* in Wasser unter dem Mikroskop auf dem Erwärmungstisch beobachtet, und auch hier konnte man bei 35° nach wenigen Sekunden schon das Ausschleudern der Asken beobachten.



Fig. II. *Geoglossum glutinosum* PERS.

Der Vorgang des Sporenwerfens vollzieht sich genau so, wie der bei der Morchel beschriebene. Die reifen Asken treten etwas über das Hymenium hervor und das Ejakulieren erfolgt blitzschnell unter Zurückziehen des Schlauches.

Ob alle übrigen Arten der Gattung *Geoglossum* PERS. und die Arten von *Microglossum radiosensil* sind, ist noch zweifelhaft, die übrigen Gattungen der Geoglossaceen, insbesondere *Mitrula*, *Spathularia*, *Leotia*, gehören, soweit sich dies nach den Beschreibungen beurteilen läßt, nicht hierher. Bei *Cudoniella aquatica* und *Vibrissea truncorum* liegt sicher eine besondere Organisation für das Wasserleben vor; ich konnte keinen Vertreter dieser Gattungen lebend erhalten.

Die hier behandelten radiosensiblen Discomyceten umfassen also die Familien der Helvellaceen und Rhizinaceen mit Ausnahme von *Helvella crispa*, *lacunosa* und nahestehender Arten, welche der *Peziza*-Gruppe im Anschluß an den *Macropodia*-Typ anzugliedern sind. Dagegen gehören die Formen der Unter-gattung *Discina* (MIGULA) aus der *Peziza*-Gruppe der radio-sensiblen Reihe an, desgleichen die häufigsten Arten der Gattung *Geoglossum* aus der Familie der Geoglossaceen.

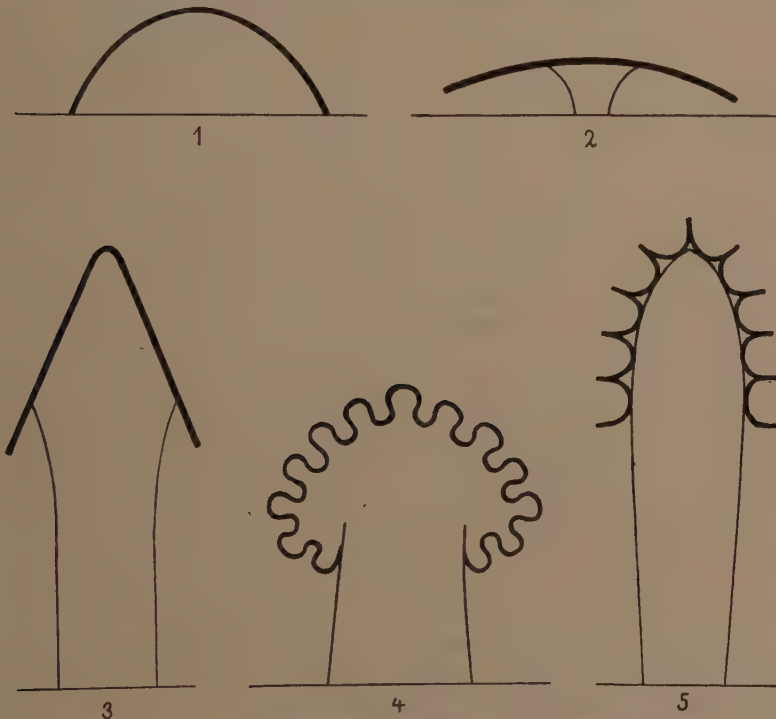


Fig. 12. Typen radiosensibler Discomyceten. (Olga Falck gez.)

7. Gattungstypen der radiosensiblen Discomyceten.

In den vorstehenden Skizzen ist versucht worden, die Gattungstypen der radiosensiblen Ascomyceten im einfachsten Ausdruck gewissermaßen stilisiert darzustellen. Der Typ 1 (*Rhizina*) kennzeichnet die einfachste Gestaltung als eine stiellose nach oben vorgewölbte Scheibenfläche. Im Typ 2 (*Discina*) ist die flach ausgebreitete Scheibe durch einen kurzen Stiel über den Erdboden etwas hervorgehoben. Im Typ 3 finden wir vollendete Stielbildung und die Scheibe dem oberen Stielende lappen- oder mützenartig umgeschlagen (*Helvella*), oder mit ihm zu einem keulenartigen

Gebilde vollständig verwachsen (Geoglossum). Das durch den Stiel emporgehobene Hymenium erfährt nun im Typ 4 und 5 weitere Differenzierungen in der Ausgestaltung von Falten und Zellen. Die regelmäßige Zellengestaltung an der Hutoberfläche von *Morchella* bildet den Höhepunkt in der Entwicklung dieser Gruppe und in der ganzen Ascomycetenreihe überhaupt. Die äußere Gestaltung der radiosensiblen Ascomycetenfrüchte ist somit von 3 Richtlinien beherrscht, deren physiologische Begründung hier erstrebt wurde.

1) Die Dunkelfärbung und Bereifung der Oberfläche des Hymeniums.

2) Die Erhöhung des Hymeniums über dem Erdbodens durch die Bildung gestielter Hüte.

3) Die Oberflächenausgestaltung des Hymenials in der Bildung von Falten und Kammern; letzteres zugleich im Sinne vermehrter Sporenbildung auf beschränktem Raum, analog der Lamellen- und Röhrenstruktur des Hymenials der Basidiomyceten.

Typen radiosensibler (strahlenempfindlicher) Discomyceten:

1. Geoglossum-Typ = Keulenträger mit glatter oder grubiger Oberfläche.
2. Discina-Typ = Scheibenträger mit glatter (*D. radiosensilis*) oder faltiger (*Plicaria reticulata* FUCH.) Oberfläche).
3. *Helvella*-Typ = Mützenträger mit glatter oder schwachfaltiger Oberfläche.
4. *Gyromitra*-Typ = Hutträger mit faltiger Oberfläche [Bildung der Strahlenfalten (*radiatorugales*)].
5. *Morchella*-Typ = Hutträger mit gekammerter Oberfläche
6. *Verpa*-Typ = freie Hutträger, mit gekammerter Oberfläche

(Strahlenkammern)
(radio-cellares).

8. Zur Biologie der radiosensiblen Discomyceten.

In der folgenden Uebersicht sind die bei uns vorkommenden wichtigsten Vertreter der radiosensiblen Ascomyceten in der vorher skizzierten Typenfolge zusammengestellt. Eine zweite Rubrik enthält kurze Angaben über Farbe und Beschaffenheit der Hymenialoberfläche, eine dritte enthält die Sporengrößen, und in der letzten

ist die Jahreszeit des Vorkommens verzeichnet. Die Oberflächenbeschaffenheit ist in allen Fällen eine mehr oder weniger dunkelbraun gefärbte, oft rußartig bereifte und grubig vertiefte. Die Sporen sind durch besondere Größe ausgezeichnet, im Durchschnitt $13\ \mu$ breit und $26\ \mu$ lang, das größte durchschnittliche Sporenmaß im Pilzreich. Ihre Verbreitung kann nur erfolgen, wenn starke Temperaturströmungen vorhanden sind. Dies steht im Gegensatz zu den entsprechenden Sporenmaßen der hochdifferenzierten Basidiomyceten von $8\ \mu$ Breite und $13\ \mu$ Länge. Ihr Gewicht beträgt etwa $\frac{1}{5}$ der oben genannten mittleren Sporenmaße. Daraus folgt, daß zur Verbreitung der größeren Sporen unserer radiosensiblen Ascomyceten etwa 5mal so große Kräfte erforderlich sind. Ihre Verbreitung scheint nur möglich zu sein zu einer Zeit, in der die Erwärmung der Erdoberfläche ein starkes Temperaturgefälle zur Folge hat, während bei den kleinsporigen Basidiomyceten offenbar eine kontinuierliche Sporenverbreitung Tag und Nacht stattfinden kann.

Schließlich ist auch die Jahreszeit ihres Vorkommens charakteristisch. In der Mehrzahl sind es Frühjahrspilze, welche in den Monaten März bis Mai vorkommen. Nach den Ergebnissen der vorstehenden Untersuchungen ist zu schließen, daß sie ihre Sporen nur bei direkter Sonnenbestrahlung verbreiten, etwa in der Zeit des Vormittags, bis die Sonne ihren höchsten Stand überschritten hat und die stärkste Bewärmung vorüber ist.

Die wenigen radiosensiblen Arten der früheren Gattung *Helvella* können demgegenüber als Herbstmorcheln bezeichnet werden, ein Name, der auch schon in manchen Gegenden im Volksmunde üblich ist. Auch im Herbst muß die tägliche Betrahlung als die Verbreitungszeit der Sporen dieser Arten angesehen werden, doch geht im Herbst auch bei mangelnder Sonnenbestrahlung eine dunkle Wärmestrahlung von dem erwärmten Boden aus, die unter Umständen eine zureichende Reizwirkung zur Folge haben kann.

Im Gegensatz zu dieser Frühjahrsgruppe der radiosensiblen Ascomyceten sind die entsprechenden hochdifferenzierten Basidiomyceten fast allgemein als Spätherbstpilze zu bezeichnen. Gerade in der Zeit des Spätherbstes ist, wie schon hervorgehoben wurde, ein dauerndes positives Temperaturgefälle sowohl des Tags wie des Nachts an den Orten ihres Vorkommens vorhanden, so daß die Ver-

breitung der Basidiensporen in dieser Jahreszeit wohl stets gesichert erscheint.

Gattungstyp	Arten	Oberflächenfarbe und Skulptur	Sporengröße		Kommt vor im Monat
			breit μ	lang μ	
1. Wölb- flächen	1. <i>Sphaerosoma</i> fuscescens	Dunkelbraun, grubig, faltig	17—20	17—20	Juli
	2. <i>Rhizina</i> inflata	Schwarzbraun, wellig	8—10	30—35	Juli—Sept.
2. Scheiben- träger	3. <i>Discina</i> radiosensa	Kastanienbraun, bereift	11—15	33—40	Mai, Juni
	ancilis venosa	Grau, umbrabraun Graubraun	10—12 10—12	25—30 20—22	Juni Mai
3. Mützen- träger	4. <i>Helvella</i> infula	Rauchbraun	8—9	18—24	Aug., Sept.
	atra ephippium	„ Kastanienbraun	9—11 9—10	16—18 15—18	Juli—Sept. Aug.—Okt.
4. Faltenhut- träger	5. <i>Gyromitra</i> gigas	Rußbraun, grubig, rauh	12—14	30—40	April, Mai
	suspecta esculenta	Stumpfbraun, „ „ Stumpf-kastanienbraun	15 8—11	30 17—20	März—Mai „ „
5. Zellenhut- träger	6. <i>Verpa</i> conica	Stumpf-hellbraun	11—17	22—25	Mai
	bohémica	Ockerfarben	17—22	60—80	April, Mai
	7. <i>Morchella</i> rimosipes	Stumpf-olivbraun	13—15	20—24	Mai—Juni
	hybrida	„ braun	12—14	22—25	„
	elata	„ „	13—15	20—25	April, Mai
	conica	„ „	12—13	18—21	„ —Juni
6. Keulen- träger	8. <i>Geoglossum</i> glutinosum	„ hellbraun im Durchschnitt	10—12 13	17—22 26	„ Mai
		Schwärzlich, schleimig	5—6	65—80	

9. Reizungsperiode und Sporenverbreitungsdauer bei den radiosensiblen Frühjahrs-Discomyceten.

Des Nachts und bei bedecktem Himmel findet eine Sporenentleerung nicht mehr statt, und dies ist die Zeit, in welcher eine Anhäufung der reifen Schläuche stattfindet. Die Reizung der Fruchtkörper beginnt mit Eintritt der Sonnenbestrahlung und ist jedenfalls zunächst so schwach, daß nur die reifsten und reizempfindlichsten Asken zur Entleerung kommen. Indem die Strahlungswärme an Intensität stetig zunimmt, dürfte eine kontinuierliche Entleerung der Schläuche in der Folge ihres Reifungsgrades stattfinden und nun voraussichtlich so lange anhalten, bis der Höhepunkt der Bestrahlung überschritten ist. Von diesem Zeitpunkt ab hört das Sporenwerfen auf, um dann mit der nächsten Bestrahlungsperiode

wieder einzusetzen. Je weiter die folgenden Perioden auseinander liegen, je stärker wird die Reaktion wieder einsetzen.

Wenn wir nun die zur Zeit des Auftretens der Morchelfrüchte von Mitte März bis Mitte Mai im Freien obwaltenden Temperatur- und Sonnenbestrahlungsverhältnisse an der Erdoberfläche als Mittelzahlen 5-jähriger, täglicher Messungen zugrunde legen, so ergibt sich folgendes:

Unmittelbar nach Sonnenaufgang steigt in der Zeit vom 15. März bis 15. Mai (im Durchschnitt von 5 Jahren berechnet) die monatliche mittlere Tagestemperatur in Breslau von dem kurz nach Sonnenaufgang gemessenen täglichen Minimum und Maximum $-2, +5^{\circ}$ (mit dem Beginn der Sonnenstrahlung nach Sonnenaufgang) bis zu dem zur Mittagszeit ermittelten täglichen Mittelwert des Minimums und Maximums, $+10, +25^{\circ}$, wie das die in der nächsten Arbeit folgende graphische Darstellung zur Anschauung bringt.

Die in der Natur wachsenden Morcheln dürften hiernach an den Tagen ungetrübten Sonnenscheins 5—6 Stunden lang bei günstiger Witterung täglich ihre Sporen austreuen, und es ist anzunehmen, daß während dieser ganzen Zeit ein kontinuierliches Stäuben stattfinden kann, indem bei Beginn der Reizperiode die Reizempfindlichkeit am stärksten, die Reizquelle aber im schwächsten Grade einwirkt, während mit dem Fortschritte der Intensität der Bestrahlung die Empfindlichkeit immer mehr abnimmt, bis schließlich die stärkste Reizwirkung auch noch die am wenigsten reizempfindlichen, in der Entwicklung jüngsten Asken zur Entleerung bringt.

Zum Schluß möchte ich noch mit einigen Worten auf den Reizbegriff eingehen. Unter einem Reiz verstehe ich nach der Definition von SEMON (Der Reizbegriff im Biol. Z., XXX, 1910, S. 182) eine „gewisse, von bestimmten Erfolgen begleitete Einwirkung auf den lebenden Organismus.“ Ob wir es mit einem Reiz zu tun haben, ist daher nur aus der Wirkung auf den lebenden Organismus, seiner „Reaktion“ zu bestimmen. Je sinnfälliger diese Reaktion sich vollzieht als die Wirkungsfolge einer möglichst scharf umschriebenen „Einzelkomponente der erregungsenergetischen Situation“, desto eindeutiger manifestiert sich die Reizerscheinung. Dabei ist es unerheblich, ob die wahrnehmbare Reaktion unmittelbar an der Stelle der Reizung oder an mehr oder weniger entfernten Stellen zur Wirkung gelangt.

II. Teil: Sporenverbreitung.

A. Der Austritt der Sporen aus dem Hymenial¹⁾.

1. Ueber die Wurfhöhe der Morchelsporen.

a) Bei Zimmertemperatur, unbestrahlt.

Ich führe hier zunächst Versuche an, die mit dem Hymenium von *Morchella esculenta* ausgeführt worden sind, weil bei diesem Pilz ganz flache Hymeniumstücke ausgeschnitten werden können, die eine genauere Versuchsanordnung gestatten.

Die Fruchtkörperstückchen wurden mit der sterilen Unterseite auf einer wagrechten, mit feuchtem Fließpapier belegten Unterlage befestigt, so daß die Asken dieselbe räumliche Orientierung hatten, die Mündung nach oben gerichtet. Parallel der Oberfläche des Hymeniums wurden dann in den nachstehend angegebenen Höhen Objektträger in genau wagerechter Lage befestigt und die nebeneinander in verschiedenen Höhen etagenförmig angeordneten Versuche mit einer Glasglocke bedeckt. Nach eintägiger Versuchsdauer wurden die folgenden Resultate festgestellt:

Entfernung des Fanggläschens vom Hymenium:		
2 mm	}	die Unterseite der Gläschen dicht beworfen
3 "		
5 "		
10 "	}	etwa 50—60 Sporen in jedem Gesichtsfelde
12 "		
14 "		
15 "	}	20—40 Sporen in jedem Gesichtsfelde
16 "		
17 "		
20 "	}	6—10 Sporen in jedem Gesichtsfelde
25 "		
30 "		ganz vereinzelt
45 "	}	alle Gläschen sind frei
50 "		

Eine weitere Versuchsanstellung ergab folgendes Resultat:

2. Versuch: Schleuderhöhe.									
	8	10	14	20	30	45	60	70	mm
ca.	200	200	60	10—12	0	0	0	0	Sporen in jedem Gesichtsfeld.

3. Versuch: Schleuderhöhe.									
	8	10	14	20	30	45	60	70	mm
ca.	200	200	200	30—22	7	1	1—3	0	Sporen in jedem Gesichtsfeld.

In der Umgebung der Stückchen ist eine Verbreitung nicht beobachtet, erhebliche Luftströmungen kamen hier also nicht in Betracht.

Aus diesen Versuchen geht vor allem hervor, daß die verschiedenen Asken des Hymeniums eine sehr verschiedene Schleuder-

1) Hymenial = System der Hymenophoren (Kammern, Falten).

kraft besitzen, d. h. nicht dazu imstande sind, die Sporen bis zu gleichen Höhen auszuwerfen. Die Gläschen, welche nur wenige Millimeter von der Oberfläche entfernt sind, waren in allen Fällen sehr stark beworfen, und je weiter sie entfernt werden, um so mehr nimmt die Anzahl der Sporen ab, die noch das Ziel erreichten. Da es sich bei den Versuchen jeder Reihe um Stückchen desselben Hymeniums handelt, fallen die Fehlerquellen bezüglich der Hymenialbeschaffenheit nicht wesentlich ins Gewicht. Die größte Zahl der Asken schleudert nur bis 1 cm hoch, doch ist noch ein gewisser Prozentsatz vertreten, der bis 2 cm hinaufwirft, darüber hinaus sind nur noch hier und da einmal vereinzelte Sporen auf der Unterseite des Gläschens nachweisbar. Möglich ist es auch, daß die ungleichen Höhen vielfach verschiedenen Zuständen der Ueberreifung entsprechen, da die vorstehenden Versuche bei diffusem Licht im Zimmer, also ohne besondere Reizung ausgeführt wurden.

b) Im Thermostaten.

Möglichst flache Stücke aus dem Hymenium von *Gyromitra esculenta* und *gigas* wurden auf Fließpapier gelegt und wagerecht darüber in verschiedenen Höhen Fanggläschen angebracht. Die montierten Versuche wurden in einen Kasten von 30—35° gebracht und über Nacht darin belassen.

Gläschenhöhe über dem Hymenium	Gigas-Früchte	Esculenta-Früchte
0,3 cm entfernt	Gläschen dicht beworfen	dicht beworfen
1,5 " "	dünn bedeckt (ca. 100 Sporen im Gesichtsfelde)	dünn bedeckt
2,2 " "	6—12 Sporen im Gesichtsfelde (meist in Häufchen)	3—15
3,3 " "	10—12 Sporen	ganz vereinzelt

Ganz flache Stückchen von *Gyromitra esculenta*, im Thermostaten (25°) mit Gläschen in verschieden hoher Entfernung angesetzt, zeigten bei

3 und 4 mm Höhe unverändertes Sporenbild,

5, 6 und 7 mm Höhe immer mehr abnehmende Sporenzahl.

2. Schleuderhöhe und Sporenverbreitung bei verschiedener räumlicher Orientierung und Höhenlage des Hymeniums.

1. Versuchsreihe: In horizontaler Lage bei Bestrahlung.

Gleiche Stückchen eines Fruchtkörpers von *Verpa bohemica* (der glockenartige Hut wurde durch mediane Längsschnitte in 5 gleiche Teile geteilt) wurden nebeneinander auf eine Unterlage von feuchtem Fließpapier gelegt und über jedes einzelne derselben durch vorsichtig angeordnete Gestelle ein Deckgläschen in horizontaler Lage aufgelegt;

bei 1.	dicht darüber	bei 3. 1 cm weit darüber
„ 2. 0,5 cm weit	„	„ 4. 1,8 „ entfernt
	bei 5. 2,5 cm entfernt.	

Die nebeneinander angeordneten Versuche wurden mit einer größeren Glasglocke überdeckt und mit der Lampe von der Seite her gleichmäßig belichtet. Nach einstündiger Reizung und kräftiger Sporenejakulation wurde folgendes festgestellt:

Bei No. 1 und 2 waren die darüber gelegten Gläschen unterseits in dicker Schicht bestreut, wobei immer einzelne dicht gestreute Berge mit wenig bestreuten Tälern, entsprechend den Falten des Hymeniums, abwechseln. No. 3 (1 cm darüber) und No. 4 (1,8 cm entfernt) waren mit eben. noch sichtbaren Belägen versehen, während No. 5 (2,5 cm entfernt) nur noch mikroskopisch vereinzelte Sporen auf der Unterseite aufwies.

Die große Mehrzahl der Sporen ist hier somit nicht höher als 0,5 cm geworfen worden.

Auf der Oberseite aller Gläschen sind in allen Versuchen mikroskopisch nur ganz vereinzelte Sporen nachzuweisen; es ist also nur eine kleine Zahl von Sporen verbreitet worden. Das faltige, schwach gekammerte Hymenium der *Verpa* vermag somit, wenn es flach auf dem Boden liegt, die großen Sporen nicht hoch genug zu ejakulieren, um ihre weitere Verbreitung in den Luftraum zu ermöglichen, trotzdem es kräftig bewärmt wurde.

2. Versuchsreihe: In verschiedenen Lagen bei dunkler Bestrahlung: demonstriert die Bedeutung des Stieles.

Ein großes gestieltes Exemplar von *Morchella esculenta* wurde durch 2 mediane Längsschnitte in 4 gleiche, gestielte Hutsegmente geteilt; das eine Segment wurde mit seinem 4 cm hohen Stiel in aufrechter normaler Stellung befestigt, das zweite wurde flach umgelegt, so daß die sterile Innenfläche der Unterlage direkt auflag und die Kammern frei nach oben gerichtet waren, das dritte wurde ebenfalls umgelegt, doch umgekehrt mit nach unten gerichteten Kammern. Der natürlichen Wölbung des Hutes entsprechend bleiben bei der letztgenannten Stellung die Kammern stellenweise offen, so daß ein Sporenantritt möglich ist. Das vierte Segment wurde des Stieles beraubt, der Hutteil aber in normaler, aufrechter Stellung befestigt. Jeder Versuch wurde auf einer berußten Glasscheibe montiert, und die Scheiben auf je einen mit 55° warmem Wasser bis an den Rand gefüllten Topf aufgelegt. Neben jedem Segment wurde eine aus 3 Fanggläschen gebildete Etage aufgestellt und beide mit einer größeren Glasglocke überdeckt. Nach einer halben Stunde wurde folgendes festgestellt: Im Versuch 2, 3 und 4 ziemlich das gleiche Verbreitungsbild: der größte Teil der Sporen ist um die Fruchtkörperstückchen herum auf der geschwärzten Glasunterlage verbreitet. Auf den Etagegläschen sind nur vereinzelte Sporen hier und da mikroskopisch nachweisbar. Nur bei No. 1 waren die Sporen auf den Gläschen und der Unterlage im ganzen Raume gleichmäßig verteilt. Die Versuche wurden mit Fruchtkörpern der *Verpa bohemica* wiederholt und ergaben hier ein noch auffälligeres Resultat: nur die normal gestielten Hüte haben die Sporen gleichmäßig verbreitet, bei den übrigen sind die Fanggläschen sporenleer oder nur vereinzelt Sporen nachweisbar.

3. Versuchsreihe: Mit Stielen verschiedener Höhen bei Belichtung.

Es wurden 5 Fruchtkörper der *Verpa bohemica* für folgende Versuche verwendet:

1. mit normalem, 6 cm hohem Stiel, der einen 3 cm hohen Hut trägt; Gesamthöhe 9 cm,
2. mit 4 cm hohem Stiel (2 cm vom Fußende gekürzt) sonst wie 1,
3. mit 2 cm hohem Stiel (4 cm „ „ „) „ „ „
4. Hut ohne Stiel (3,5 cm hoher Hut), sonst wie 1.

Die Hüte wurden nebeneinander in normaler Stellung auf Glasplatten gestellt und jeder von ihnen mit einem gleich großen, 16 cm hohen Glaszylinder überdeckt; in jedem Zylinder wurden 2 Fanggläschen befestigt. Die Versuche wurden gleichzeitig und gleichartig belichtet. Es zeigte sich, daß nur bei 1. mit dem normal gestielten Fruchtkörper eine ganz gleichmäßige Verbreitung der Sporen auf der Glasunterlage und auf dem Fanggläschen eingetreten war, in den übrigen 3 Versuchen war vorzugsweise die Unterlage bestreut, und zwar in einem Streifen, der von dem Fruchtkörper ausgeht und nach der Lichtquelle hin verlief, in der Form eines spitz zulaufenden Dreiecks. Dieselben Streifen sind oft auch noch auf dem unmittelbar über den Fruchtkörpern befindlichen Fanggläschen wahrzunehmen. Die Sporen sind also in seitlichen Richtungen abgelenkt und nicht so gleichmäßig verbreitet worden.

4. Versuchsreihe: In normal vertikaler Hymeniallage mit parallel vorgelagerten Fangflächen bei Bewärmung.

Die weiteren Versuchsreihen wurden nun in der Art wie Versuch 1 angeordnet, mit der Abänderung, daß die Hymeniumstückchen sowohl wie die in verschiedenen Entfernungen parallel zum Hymenium befestigten Fanggläschen nicht horizontal, wie in den vorhergehenden Versuchen, sondern vertikal so aufgestellt wurden, wie dies der natürlichen Lagerung des Hymeniums auf dem gestielten Fruchtkörper entspricht.

In einer ersten Versuchsreihe wurden die in dieser Art gelagerten Hymenien und Fanggläschen in demselben niedrigen Glaszylinder angeordnet, so daß sich ober- und unterhalb der Hymeniumstückchen nur noch ein $1\frac{1}{2}$ cm hoher Luftraum befand.

Nach der Bestrahlung zeigten alle Fanggläschen nur einen sehr geringen Sporenbelag, im Gegensatz zu der starken Bestreuung bei wagrechter Lage. Nur die Gläschen 1 und 2 sind doch noch so stark belegt, daß sich die Stellen der unmittelbaren Auflage des Gläschens von der übrigen, gleichmäßig bestreuten Fläche etwas abheben. Bei den übrigen 3 Gläschen ist überhaupt kein Belag mehr sichtbar. Es zeigt sich aber, daß die Hauptmenge der Sporen der oberen Glaswand der Glocke, die sich $1\frac{1}{2}$ cm oberhalb der Hymeniumstückchen befindet, angeklebt sind. Die Sporen sind also entgegengesetzt zu der ihnen vom Ascus erteilten Wurfrihtung an eine senkrecht zum Fanggläschen gestellte, 2 cm darüber befindliche Glaswand angeklebt worden. Hervorzuheben ist außerdem noch, daß sich in den Sporenbildern an der oberen Glaswand Streifen stärkerer Bestreuung zeigen, die parallel der Faltenbildung der Hymenien verlaufen. Auf der unter den Fruchtkörperstückchen befindlichen Grundfläche dagegen findet sich bis zur Mitte des Gefäßes hinein ein gleichmäßiger Sporenbelag ohne merkliche Anhäufung an den unter dem Hymenium befindlichen Stellen.

Dieser Versuch beweist, daß sich infolge der Bewärmung bei normaler Lage unmittelbar über den Hymenien bzw. zwischen der Hymenialoberfläche und dem davor befindlichen Fanggläschen

eine Luftströmung bildet, welche die Sporen schon in der unmittelbar über dem Hymenium befindlichen Luftzone aus ihrer Wurfrichtung ablenkt und in der Richtung ihres Verlaufes fortbewegt. Diese Strömung ist eine so starke, daß sie die mit klebrigen Plasmaresten versehenen Sporen an die glatten Flächen der dicht darüber befindlichen Glasunterseite anzukleben vermag. Wir beobachteten hier wiederum, daß intensive Luftströmungen die klebfähigen Sporen auch bis dicht an die Unterseite fester Körper heranzuführen und anzukleben vermögen, wenn der Zwischenraum ein genügend enger bzw. die Luftströmung eine genügend starke ist. Diese Luftströmung führt die Sporen aber auch an die parallel vor dem Hymenium angeordneten Flächen der Fanggläschen, und so erklärt sich bei Gläschen 1 und 2 der gleichmäßige, die Faltung des Hymeniums nur noch verwischt zeichnende Sporenbelag. Wären die Sporen in der Richtung des Askenwurfes verblieben, dann würden sie die Hymenialstruktur auf dem Fanggläschen abgebildet haben; ist dieses Bild verwischt und die Bestreuung eine mehr oder weniger gleichmäßige, so kann daraus immer geschlossen werden, daß die Sporen aus der Richtung des Askenwurfes bereits abgelenkt und von einer Luftströmung verteilt wurden. Im mikroskopischen Bilde liegen die Sporen dann auch nicht mehr in Häufchen zu 8 zusammen, sondern sind gleichmäßig verteilt wie abgesetzte Basidiensporen. Nur wo die Sporen zu 8 bzw. 4 zusammenlagen, sind sie in der ursprünglichen Richtung des Askenwurfes verblieben.

5. Versuchsreihe: Normale Hymeniallage mit verschieden weit vorgelagerten Fanggläschen bei starker Bestrahlung: zeigt die vollständige Verbreitung aus engen Gängen und Kammern des Hymeniums.

Ein weiterer Versuch wurde so angeordnet wie 2. 1. (S. 129), nur mit der Abänderung, daß oberhalb und unterhalb des Versuches (das Hymenium mit den Fanggläschen) ein genügend freier Raum vorhanden ist, und zwar unterhalb 2 cm, oberhalb 5 cm. Die Entfernungen der Fanggläschenfläche vom Hymenium waren folgende:

- | | |
|-------------------------------|-------------------------------|
| 1. unmittelbar darüber gelegt | 3. und 4. 2 cm davon entfernt |
| 2. $\frac{1}{2}$ cm davor | 5. 3 cm davon entfernt. |

Nach der Bestrahlung mit der Lampe ergab sich, daß die Gläschen von 2 und 3 unterseits ziemlich gleichmäßig mit Sporen beklebt waren, ganz ähnlich wie die Oberflächen aller übrigen Flächen des Verbreitungsraumes. Dagegen war das unmittelbar über dem Hymenium befindliche Gläschen 1. unterseits nur ganz schwach bestreut; in den zwischen dem unebenen Hymenium und den Fanggläschen gebildeten Hohlräumen sind die durch die Bestrahlung bewirkten Luftströmungen also so stark gewesen, daß sämtliche Sporen schon unmittelbar über dem Hymenium aus ihrer Wurfrichtung abge-

lenkt und von der Luftströmung aus den engen Zwischenräumen zwischen der Hymenialoberfläche und der unmittelbar daraufgelegten Deckgläschenfläche heraustransportiert wurden. An die etwas entfernter liegenden Gläschen 2 und 3 hat die Luftströmung die Sporen in gleichmäßiger Verteilung herangeführt und angeklebt. Gläschen 4 ist so weit entfernt, daß sie von dem sporenführenden Luftstrom nicht mehr getroffen wurde und unbelegt geblieben ist. Aus sehr engen Gängen und Kammern mit einseitiger Austrittsöffnung, wie sie durch die dem Hymenium aufgelegten Gläschen gebildet werden, können die bei Bestrahlung geworfenen Sporen vollständig hinausgelangen. Flächen, die in bestimmter Entfernung vor dem Hymenium so liegen, daß sie die Richtung des aufsteigenden Luftstromes mehr oder weniger brechen und aus seiner Richtung ablenken, werden unterseits mit den Sporen beklebt.

3. Temperaturströmungen sichern den Austritt der Sporen aus den bestrahlten Kammern und Faltengängen der Morcheln bei normaler Hymeniallage.

Wie wir eingangs schon festgestellt hatten, werden die Sporen der *Morchella esculenta* und *Gyromitra* bis 2 cm weit ausgeworfen. In den Kammern der Morcheln sind die gegenüberstehenden Wände höchstens 1 cm, in der Regel nur wenige Millimeter voneinander entfernt, so daß, wenn keine sekundären Kräfte einwirken, diese Wände sich gegenseitig mit Sporen bewerfen müßten. Noch viel ungünstiger liegen die Verhältnisse in den engen und gewundenen Gängen der *Gyromitra*, deren Verlauf der S. 134 abgebildete Querschnitt durch eine *G. esculenta*-Frucht veranschaulicht. Alle diese meist bis tief ins Innere der Frucht führenden Gänge tragen normale Hymenien, und die daselbst gebildeten Sporen hätten keine Aussicht, aus dem Gewirr der Gänge in die freie Atmosphäre zu gelangen, wenn nicht die bei der Bestrahlung in diesen Gängen entstehenden Luft- und Wasserdampfströmungen den Transport der geworfenen Sporen nach außen hin übernehmen würden. Dies wird durch die vorangehende Versuchsanordnung bewiesen: Wir bedecken die Oberfläche einer *Gyromitra*- oder *Verpa*-Frucht an einer möglichst flachen Stelle mit Deckgläschen und bestrahlen die Fläche mit der Lampe. Wir können nun direkt beobachten, wie aus den engen Gängen, die das Deckgläschen mit der Oberfläche bildet, die Sporen seitlich ausstäuben. Bei geeigneter Bestrahlung geschieht dies so vollständig, daß die Gläschen nur dort einen sichtbaren Sporenbelag zeigen, wo sie das Hymenium unmittelbar berühren. Lassen wir einen Kontrollversuch dagegen unbestrahlt und warten, bis genügender Sporenwurf erfolgt ist, oder be-

wirken die Ejakulation durch Chloroform usw., dann werden sämtliche von der gegenüber liegenden Hymenialfläche geworfene Sporen an das Deckgläschen ausgeworfen, wie dies in den Versuchen S. 128 beschrieben wurde.

Es gehen also von den bestrahlten Gängen, Kammern und Flächen des Hymeniums Luft- und Wasserdampfströmungen aus, welche die in beliebigen Richtungen ejakulierten Sporen in ihre Strömungsrichtungen ablenken und aufnehmen und aus dem Bereich der Hymenialgestaltungen in den umgebenden freien Luftraum hinausführen.

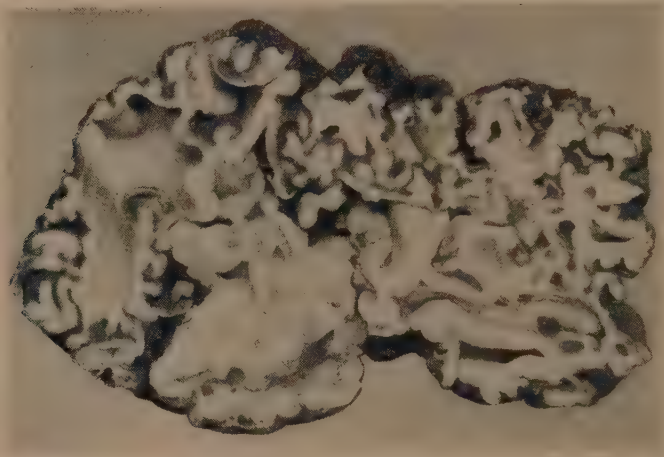


Fig. 13. Querschnitt durch einen Fruchtkörper von *Gyromitra esculenta*: zeigt die bis tief ins Innere der Frucht reichenden Faltengänge.

Wir können daher die Sporen der radiosensiblen Ascomyceten leicht in kurzer Zeit in größeren Mengen auf Fanggläschen sammeln, wenn wir die Früchte bestrahlen und mit der Pincette gehaltene Deck- oder Objektgläschen in kurzer Entfernung über dem Hymenium so halten, daß der die Sporen führende stäubende Luftstrom von der Gläschenoberfläche gebrochen wird.

Wir haben also erwiesen, daß im Innern der Kammern und Gänge bei der Bestrahlung Luftströmungen entstehen, die stark genug sind, die Sporen zu erfassen, aus ihrer Wurfrichtung abzulenken und aus den Kammern und Falten herauszuführen, selbst wenn es sich um sehr enge Hohlräume handelt. Gleichwohl machen wir die Beobachtung, daß Morchelfruchtkörper von Sporen mehlig bestäubt werden, wenn wir sie in unseren Versuchen längere Zeit künstlich bewärmen. Es verbleibt dann also ein Teil der Sporen auf der eigenen Fruchtkörperoberfläche. Das hat seinen Grund lediglich darin, daß in unseren kleinen Versuchsräumen im Gegensatz zum freien Luftraum die Oberflächen, auch diejenigen des Fruchtkörpers selbst sehr stark bestreut werden. Bei unseren Versuchen

handelt es sich außerdem meist um überreife Früchte, die bei eintretender Reizung stärker stäuben als die unter natürlichen Verhältnissen verbleibenden. Wenn auch die Bewärmung durch die Sonne im April und Mai schon eine intensive sein kann, so ist doch zu berücksichtigen, daß die Mehrzahl dieser Organismen ihren Standort in Wäldern und an geschützten Orten hat in unmittelbarer Berührung mit dem feuchten, kühlen Erdboden.

4. Luftströmungen im Hymenial durch eigene Wärmebildung bei den Basidiomyceten.

Analoge Verhältnisse finden wir bei den höchsten Formen der Basidiomyceten, die in ihrem Hymenial durch eigene Wärme- (oder Kälte-)Bildung Temperaturströmungen erzeugen, welche die Fortbewegung der Sporen aus dem Hymenialbereich beschleunigen und sichern. Bei bestimmten großfrüchtigen Polyporeen (*Polyporus fomentarius*, *igniarius*) sind die durch Wärmebildung erzeugten Strömungen so starke, daß es nicht gelingt, auf den dicht untergelegten Gläsern ein unverwischtes Sporenbild des löcherförmigen Hymenials zu erhalten und erhebliche Sporenmengen aufzufangen, da die aus den Poren austretenden Luft- bzw. Wasserdampfströmungen die Sporen aus den engsten Zwischenräumen (zwischen Glas und Fruchtoberseite) vertreiben. Da die Sporen der Basidiomyceten nicht von Plasmaresten und besonderen klebenden Stoffen umhüllt sind, können sie aus den Strömungen auch nicht auf Gläserunterseiten abgefangen werden, wie bei den Ascomyceten; es werden hier also nur die Oberflächen bestreut und zwar nur von denjenigen Sporen, die sich entweder noch in ihrer ersten Fallbewegung befinden oder aus Luftströmungen von abnehmender Stärke abfallen.

5. Das Aufsteigen von Sporen mit der Erdluft.

Ganz ähnlich wie die gekammerte oder mit gewundenen Gängen versehene Hymenialoberfläche der Morchelarten verhält sich die von der Sonnenbestrahlung getroffene Erdoberfläche, die mit abgefallenen modernden Pflanzenresten in lockerer Lagerung bedeckt, oder die aus lockerer, bzw. von Tiergängen durchsetzter dunkelbrauner Erdkrume gebildet ist. Die in den Zwischenräumen und Höhlungen eingeschlossene Erdluft wird ausströmen, sobald die Besonnung der Erdoberfläche eintritt. Man kann diesen Vorgang besonders im Frühjahr an kühlen Morgenstunden leicht beobachten an den Nebeln, die man aus der bestrahlten Erde alsbald aufsteigen sieht. Ein an solchen Stellen in die oberste Erdschicht eingeführtes Thermometer

zeigt ein schnelles Ansteigen der Temperatur, während die darüber lagernden Luftschichten noch kalt sind. Die aufsteigende wasserdampfreiche Erdluft wird daher schnell so stark abgekühlt, daß sich Nebel bilden.

Daß diese bei fortdauernder Besonnung stetig aufsteigende Erdluft an Stellen, wo Asco- oder Basidiomyceten auf abgefallenen Blättern, Stengeln usw. fruchten, die Sporen mit sich führt und sie an höher gelegenen Stellen absetzt oder weiter vertreibt, konnte an verschiedenen Objekten nachgewiesen werden. An Versuchen, die mit *Rhytisma acerinum* ausgeführt wurden, ist an aufgestellten Fanggläsern nachgewiesen worden, daß bei eintretender Besonnung *Rhytisma*-Sporen von der Erdoberfläche aufsteigen, selbst wenn die Früchte von mehreren Lagen welker Blätter lose bedeckt sind. Diese Frühjahrsansteckung kommt für viele Pflanzenkrankheiten in Betracht, deren Erreger als ausdauernde Winterfrüchte an den abfallenden Pflanzenteilen überwintern oder abfallen und dann im Frühjahr bei Zunahme der Bodentemperatur fruchten. Unter den Basidiomyceten sind dies vorzugsweise die Uredineen, deren Teleutosporenlager wohl auch in kleinen Erdhöhlungen fruchten können.

B. Ueber die weitere Verbreitung der Sporen unter dem Einfluß der Bestrahlung.

Es mögen hier nun noch zur Vervollständigung des Vorangehenden einige Versuche mitgeteilt werden, welche den Einfluß der Bestrahlung auf die weitere Verbreitung der Sporen erweisen.

I. Verbreitung in Glaszylindern.

Versuch 1. Am 26. Mai wurde eine sporenreife *Gyromitra* unter einen Glaszylinder gebracht und daneben eine Etage mit Fanggläsern aufgestellt. Hierzu dienten Objektgläser, die an einem Holzstab in Einschnitten befestigt wurden. Die Lorchel wurde dann mit der Strahlenlampe durch die Glaswand hindurch bewärmt, wie es die Fig. 1 darstellt. Der Pilz beginnt zu stäuben, und schon nach $\frac{1}{4}$ Stunde waren alle Gläsern sowie die Unterlage gleichmäßig mit Sporen bestreut. Alle Sporen sind vereinzelt, eine Lagerung zu 8, wie auf dem unmittelbar über das Hymenium gelegten Gläsern, ist nicht mehr zu beobachten. Die Sporen haften ziemlich fest an den Absatzflächen, können aber durch einen Wassertropfen leicht abgelöst und abgeschwemmt werden.

In einem unbeleuchteten Kontrollversuch waren nach derselben Zeit noch keine Sporen sichtbar verbreitet.

Versuch 2 mit *Morchella esculenta*. Am 30. April 1906 wurden die Teile ein und desselben Fruchtkörpers in 2 gleich großen Zylindern angeordnet, von denen der eine mit schwarzen Tüchern verhängt, der andere mit der Lampe bewärmt wurde. Nach

4 Stunden waren im belichteten Zylinder alle Etagegläschen gleichmäßig mit Sporen bedeckt, ebenso die Unterlage. Im unbelichteten Versuch dagegen waren auf jedem Gläschen nur ganz vereinzelt Sporen erkennbar.

Versuch 3. Es mögen hier noch 3 weitere Verbreitungsversuche vom 16. Mai mitgeteilt werden, die unter gleichen Verhältnissen in Glaszylindern sowohl mit *Gyromitra*- wie mit *Morchella*-Früchten ausgeführt wurden. In dem einen Fall wurde der Zylinder in einen allseitig geschlossenen Thermostaten von 35° gebracht, in dem anderen wurde die Frucht durch die Glaswand hindurch belichtet, und im 3. Versuch wurde der Zylinder auf eine berußte Platte gestellt, welche einem mit 50° warmem Wasser gefüllten Gefäß auflag. Das Wasser wurde einige Zeit bei dieser Temperatur gehalten.

Im belichteten Versuch trat das stärkste Stäuben und die vollkommenste Verbreitung der Sporen auf. Im Thermostaten fand ebenfalls starkes Stäuben statt, die Verbreitung war aber eine unvollständige. In dem unterseits erwärmten Zylinder fand geringeres Stäuben, aber vollkommene Sporenverbreitung statt.

Die Sporenverbreitung wird somit in allen Fällen bewirkt durch Temperaturströmungen, die am besten durch einseitige Bestrahlung oder Erwärmung erzeugt werden.

Versuch 4. Schließlich konnte die Versuchsanstellung in geschlossenen Zylindern auch dazu benutzt werden, um zu zeigen, daß mit der Entfernung von der Wärmequelle, also mit der verminderten Intensität der Bewärmung die Sporenejakulation entsprechend abnimmt. Am 27. Mai wurde ein Versuch so angeordnet, daß 2 Gefäße mit 2 gleich großen Stückchen derselben *Gyromitra*-Frucht in einer Entfernung von 20 und 40 cm mit der Lampe bewärmt wurden. Nach 1/2-stündiger Bestrahlung zeigten die Gläschen in den der Lampe zunächst aufgestellten Zylindern eine starke Bestreuung, bei dem in doppelter Entfernung aufgestellten Zylindern war die Bestreuung mit bloßem Auge kaum wahrnehmbar.

2. Verbreitung in größeren Räumen.

Am 17. Mai 1905 wurde der Versuch in dem großen Kulturschrank ausgeführt, in welchem (vgl. meine frühere Abhandlung über die Sporenverbreitung bei den Basidiomyceten, S. 11, Abs. 1 e—c) die Fruchtkörper von *Polyporus squamosus* in der Zeit von 24 Stunden ihre Sporen so gleichmäßig verbreitet hatten, daß alle im Schrank verteilten Fanggläschen damit wie mit weißer Farbe überzogen waren. Jetzt wurde ein großer Fruchtkörper von *Gyromitra gigas* verwendet. In 1/8 Schrankhöhe wurde er an einem Stativ befestigt und nahe an ein vorderes Schrankfenster herangerückt. Der Schrank wurde dann dicht geschlossen und der Fruchtkörper durch einen unverhängten Teil der Schrankscheibe hindurch mit der Lampe bewärmt. Nach 6-stündiger Beleuchtung waren alle Oberflächen genau so gleichmäßig mit einer Schicht von *Gigas*-Sporen bedeckt, wie dies früher bei den *Polyporus*-Sporen der Fall war. Die durch die Bewärmung erzeugte Temperaturströmung hatte also genügt, auch diese erheblich größeren Ascomycetensporen in dem ganzen Raum gleichmäßig zu verteilen. Die Sporen der *Helvellaceen* haben in der Aufsicht keine glänzend weiße Färbung, wie die meisten weißsporigen Basidiomyceten; sie sind mehr hyalin und haften der Oberfläche noch fester an, als jene¹⁾.

1) Während die Vereinzelung der Sporen bei den Basidiomyceten schon durch die getrennte räumliche Ausbildung je einer Spore an der Sterigmenspitze bewirkt wird, geschieht dies bei den Ascomyceten durch den Ascus erst im Moment der Entleerung.

Ein Fruchtkörper, der in demselben Schrank an gleicher Stelle aufgestellt wurde, aber ohne Bestrahlung verblieb, ergab das (in der Fig. 7, Taf. 2 im XX. Band der Beiträge zur Biologie der Pflanzen dargestellte) Sporenbild auf der Papierunterlage, während alle übrigen Flächen freibleiben.

Bei Bestrahlung frei im Zimmer aufgestellter Früchte lassen sich die Sporen nach kurzer Zeit auf den an verschiedenen Stellen befestigten Fanggläschen nachweisen.

3. Direkte Beobachtung der Bewegung ejakulierter Verpa-Sporen in geschlossenen Glaszylindern.

a) Versuch vom 8. Mai 1907, in einem großen, vier-eckigen Glaszylinder,

Die großen Sporen von Verpa lassen sich mit bloßem Auge bei geeigneter Beleuchtung als Sonnenstäubchen leicht verfolgen, es wurden mit dieser Art daher Versuche angestellt, um die Wege festzustellen, welche die ejakulierten Sporen in den geschlossenen Zylindern zurücklegen. Ein normal gestielter Fruchtkörper der Verpa und eine Etage aus Fanggläschen wurde in einem kleineren Glaszylinder aufgestellt, der Hut mit der Blendlampe bestrahlt und die Vorgänge der Sporenverbreitung im dunklen Raum verfolgt. Der Fruchtkörper steht etwa handbreit entfernt von der Glaswandung.

Man sieht ein kontinuierliches Auf- und Absteigen der Sporen und beide Strömungen grenzen an manchen Stellen so dicht nebeneinander, als ob sie in derselben Ebene verliefen. Die Geschwindigkeit der Bewegung ist sehr ungleich, bald fallen einzelne Sporen sternschnuppenartig schnell, bald sieht man andere langsam herunterschweben; auch das Aufsteigen erfolgt mit verschiedener Geschwindigkeit. Es gibt aber verschiedene, durch die Gefäßform und Bestrahlungsart bedingte Zonen, in denen man vornehmlich den Abstieg oder das Aufsteigen der Sporen beobachtet. So steigen sie in einer an die Glaswand unmittelbar angrenzenden Luftzone stetig und sehr schnell in die Höhe, und man kann beobachten, wie in einer darunter liegenden Zone die absinkenden Sporen langsamer fallen, dann schweben und schließlich in einen nach oben gehenden Luftstrom gelangen, der sie mitführt. Leider ließ sich der Weg einzelner Sporen nicht weit verfolgen. Die Luftströmung an der heißen Glaswand ist so stark, daß hier Sporen an der senkrechten Wand kleben bleiben, die in einzelnen Streifen dicht bedeckt erscheint. Die Seite, an welcher die Erwärmung stattfand, ist im Gefäß erheblich stärker beworfen, die andere ist stellenweise ganz frei. Das hängt damit zusammen, daß die Sporen sich immer nur in dem Kreise der stärkeren Luftströmungen bewegen, die im bewärmten Teil erfolgen.

b) Beobachtung in einem mittelgroßen, runden Elementglas im Dunkelzimmer bei einseitiger Bestrahlung mit der Lampe.

Man sah die ausstäubenden Sporen hier zunächst dicht neben dem Fruchtkörper fast bis zum Boden absteigen, dann in kurzem Bogen in einer daneben befindlichen Zone wieder aufsteigen, so daß sich hier ein besonders instruktives Bild der fallenden und aufsteigenden Sporenbewegung darbot.

Das Auf- und Absteigen erfolgte so schnell, daß man ihm gerade noch mit den Augen folgen konnte, ohne daß ein Unterschied in der Schnelligkeit beider Strömungen bemerkbar wurde. Nur in den oberen unbestrahlten Teilen des Zylinders war die Strömung sichtbar geringer und hier eine gleichmäßige Verteilung der Sporen im ganzen Raume zu konstatieren.

4. Beobachtungen über den Einfluß der Temperaturstromgeschwindigkeit, der Größenordnung der Sporen, der Fallraumhöhe (und Stiellänge) und der Hemmung der Luftstromgeschwindigkeit beim Bestreichen der Oberfläche fester Körper.

Die Geschwindigkeit der Sporenbewegung, sowohl des Fallens wie des Steigens, ist bis zu einer gewissen unteren Grenze der Schnelligkeit der Temperaturströmung proportional, ihr gegenüber kommt die eigene Fallgeschwindigkeit also nicht in Betracht. Erst wenn es sich um schwächere Strömungen handelt, ist die Größenordnung der Sporen (Gewicht im Verhältnis zur Oberflächenausdehnung) von Bedeutung, da es sich hiernach richtet, welche geringste Intensität, d. h. Geschwindigkeit ein Temperaturstrom besitzen muß, um die Sporen zu transportieren. Sehen wir doch, daß die 0,5 μ dünnen, fadenförmigen Sporen von *Claviceps* in allseitig gegen Wärmeströmung isolierten Zylindern noch sehr gleichmäßig verbreitet werden. Hier reichen also die schwächsten existierenden Strömungen dazu aus, die Sporen durch die Luft zu transportieren. In den *Verpa*-Sporen einerseits, denjenigen von *Claviceps* andererseits sind etwa die beiden Extreme in der Größenordnung der Sporen gegeben. (Vgl. die Abhandl. über die Sporenverbreitung des Mutterkorns. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen, Bd. 43, S. 202.)

Gelangen nun die unter der Wirkung ihrer Schwere abwärts fallenden Sporen auf den Boden, bevor der aufsteigende Luftstrom die für den Transport der betreffenden Sporengröße erforderliche Geschwindigkeit erreicht hat, so können sie nicht verbreitet werden. Je größer und schwerer demnach die Sporen werden, ein um so stärkerer Luftstrom einerseits und ein um so höherer Fallraum andererseits ist erforderlich, den Vertrieb zu ermöglichen. Man kann daher deutlich beobachten, daß die Sporen der *Verpa*, wenn der Fruchtkörper ohne oder mit stark verkürztem Stiel verwendet wird, beim Absteigen in der unmittelbar über der Bodenfläche befindlichen Luftzone abfallen, bevor der aufsteigende Temperaturstrom die zum Transport so großer Sporen erforderliche Geschwindigkeit erreicht haben kann. Hieraus erhellt die Bedeutung des Stieles bei den große und größte Sporen bildenden *Helvellaceen*.

Es konnte dann weiter beobachtet werden, wie die Sporen durch die zahlreichen auf- und absteigenden Luftströmungen in dem geschlossenen Raume schnell eine gleichmäßige Verteilung erlangen, wie etwa eine trübende Substanz im Wasser verteilt wird, wenn man das Gefäß an der Unterseite erwärmt und so für eine auf- und absteigende Wasserbewegung Sorge trägt. Derartige Strömungen verlaufen in der Luft erheblich schneller und zahlreicher und werden hier also schon durch die geringste Temperaturdifferenz hervorgerufen.

Wo nun der absteigende Temperaturstrom über eine feste Oberfläche streicht, läßt er einen bestimmten Teil der von ihm transportierten Sporen fallen, und zwar insoweit, als seine untersten Schichten durch die Reibung an den Oberflächen fester Körper in ihrer Geschwindigkeit gehemmt werden und die zum Transport erforderliche Stärke einbüßen. Auch beim weiteren Aufsteigen wird jede Luftströmung, sobald sie in kältere ruhende oder gar entgegengesetzt bewegte Luftschichten gelangt, entsprechende Hemmung erfahren, bis sie wieder soweit abgeschwächt ist, daß die Sporen infolge ihrer Schwere absinken. Gelangen die Sporen beim Abfall in neue Strömungen, so werden sie von neuem emporsteigen, die Aussichten ihrer weiteren Verbreitung verringern sich also mit abnehmender Höhe des Fallraumes und zunehmender Schnelligkeit ihres Abfalles; die letztere ist wiederum von der Gestalt und Größenordnung der Spore selbst abhängig. (Vgl. den Aufsatz über die Luftinfektion des Mutterkorns, 1. c.)¹⁾

Es ist nun weiter aus den Beobachtungen geschlossen worden, daß die Sporen von den Temperaturströmungen nicht bis unmittelbar an die Oberflächen herangeführt werden, auf welche sie abgesetzt werden, sondern daß sie aus einer über der festen Oberfläche befindlichen Luftzone aus dem sie tragenden, in seiner Geschwindigkeit gehemmt Luftstrom abfallen. Dafür sprechen zwei Gründe. Es werden nur diejenigen Flächen bestreut, auf welche fallende Körper sich absetzen, während alle Unterseiten fester Körper frei bleiben und auch dann nicht besetzt werden, wenn die Sporen mit einer Klebstoffhülle umgeben sind, wie die Morchelsporen, oder wenn man die Flächen mit einem geeigneten Klebstoff (venetianischen Terpentin,

1) Die feinen Temperaturströmungen haben somit für die Sporenverbreitung eine dreifache Bedeutung. Sie besorgen 1) den Transport, 2) die Verteilung in dem vorhandenen Luftraum und 3) das Absetzen auf den vorhandenen Oberflächen.

Fliegenleim) bestreicht. Nur sehr starke Strömungen, welche eine ihrer Richtung entgegenstehende Körperfläche treffen, können, wie wir schon verschiedentlich gesehen haben, klebende Sporen auch an spiegelglatte Unterseiten direkt ansetzen. Daß es sich hier um kein freies Absetzen handelt, beweist die ungleiche Verteilung der Sporen auf der betreffenden Fläche: sie sitzen in dicken Schichten dort, wo die starke Luftströmung die Fläche bestrichen hat, während die übrigen Stellen frei bleiben. Auch die Lage der Sporen ist eine verschiedene, je nachdem sie aus der Luft abgefallen oder gewaltsam an feste Flächen angeklebt werden.

C. Anhang:

Einstellungen zur Nutzung der Sonnenstrahlung für die Sporenverbreitung bei den Basidiomyceten.

Bei den Basidiomyceten ist es die Familie der *Coprinus*-Arten, deren Sporenverbreitung erst unter dem Einfluß der Bestrahlung normal erfolgen kann. Die in der Jugend reinweißen Hüte nehmen bei der Reifung eine dunkle Färbung an, welche strahlende Energie aufnimmt. Ich konnte vielfach beobachten, daß das bekannte tintenartige Zerfließen der *Coprinus*-Arten, welches ein Abfließen der Mehrzahl der gebildeten Sporen zur Folge hat (und welches ich früher dahin deutete, daß der Pilz seine Sporen mit Hilfe dieser tintenartigen Flüssigkeit Gräsern und dergleichen anklebt), verhindert wird, wenn die Verbreitung des Pilzes unter dem Einfluß der Bestrahlung erfolgt. In diesem Fall findet eine so starke Verdunstung der Flüssigkeit statt, daß die tintenartige Verjauchung unterbleibt und sämtliche Sporen zur Verbreitung gelangen. Meine Versuche habe ich hauptsächlich mit *Coprinus sterquilinus* (FR.) und *C. micaceus* (BULL.) angestellt und festgestellt, daß in größeren Räumen sämtliche Sporen verbreitet werden, wenn man die Hüte zur Zeit der Sporenausstreung mit der Lampe bewärmt, während beim Mangel der Bestrahlung die Hüte teils zerfließen, und die Sporen anderenteils in der unmittelbaren Nähe des Hutes abgesetzt werden. Auch das Reifen der Hüte zu bestimmten Tageszeiten dürfte mit den täglichen Strahlungsperioden in Beziehung stehen, doch war es mir noch nicht möglich, hierüber genügend umfassende Untersuchungen durchzuführen. Von den angestellten Ver-

breitungsversuchen mögen hier zur näheren Erläuterung einige beschrieben werden:

Fig. 14a.



Fig. 14a. Unreife Entwicklungsstadien von *Coprinus sterquilinus* FR. in Blumentöpfen kultiviert. Verkl. ca. 2 : 1.

Fig. 14b.



Fig. 14b. Reife, sporenwerfende Hüte von *Coprinus sterquilinus*, mit dunkelgefärbter Hutoberfläche. Verkl. 2 : 1.

a) Bewärmungsversuche im Schrank mit *Coprinus micaceus*.

In der einen Hälfte des Schrankes wurden die Pilzgruppen von der Lampe bewärmt, die andere Hälfte verblieb als Kontrollversuch unbewärmt und dunkel. Es ergab sich, daß bei dem ersten alle in den Raum hineinragenden Flächen sowohl wie die Unterlagen gleichmäßig von den Sporen beworfen waren; bei den unbewärmten zeigten sich die bekannten Ausbreitungslinien auf der Unterseite.

b) Versuche mit *Coprinus micaceus* und *atramentarius* im Dunkelzimmer.

Eine freistehende Pilzgruppe wurde direkt von der Lampe beleuchtet, eine andere stand abseits von der Lampe.

Fig. 14 c.



Fig. 14 c. Totaler Sporenwurf von *Coprinus sterquilinus* unter Aufrollen und Abtrocknen des Hutes bei Bestrahlung. Verkl. 2:1.

Ergebnis: Die weißen Unterlagen der von der Lampe belichteten Früchte zeigten keinen makroskopisch sichtbaren Sporenbelag, während die abseits von der Lampe stehenden Früchte fast alle Sporen unter den eigenen Hut verbreitet hatten.

Am nächsten Tage wurde derselbe Versuch in der Weise variiert, daß eine Gruppe auf eine berußte Scheibe gestellt, die einem großen Gefäß mit 60° warmem Wasser auflag, die anderen abseits auf dem Tisch im Dunkelzimmer aufgestellt wurde. Die über warmem Wasser angeordnete Gruppe hat die Sporen in den ganzen Raum verbreitet, die abseits stehende vorzugsweise auf die Unterlage.

c) Sporenverbreitungsversuche mit *Coprinus sterquilinus*
vom Juli 1905.

1) Ein Hut, der sich eben ausgebreitet hatte, wurde unter einen größeren Glaszylinder neben einer Fangglasetape in normaler Stellung im dunklen Zimmer aufgestellt. Die Verbreitung der Sporen erfolgte unregelmäßig, meist ist die Unterlage bestreut, die Fanggläschen zum Teil in Linien. Ein Versuch derselben Anordnung, mit der Lampe bewärmt, ergab eine gleichmäßige und schnelle Verbreitung in dem ganzen Raum. Bei beiden Versuchen teilweises Zerfließen des Hutes.

2) In einem dritten Versuch bleibt der Hut offen im Zimmer und wird beleuchtet. Jetzt erfolgt vollständige Verbreitung ohne Zerfließen unter Aufrollen des Hutes nach oben (vgl. Fig. 14 c).

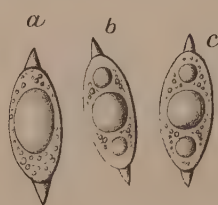
3) Dieselbe Versuchsanordnung wie 1. Der Hut wird umgestoßen, liegt auf dem Boden und wird in horizontaler Richtung so befestigt, daß die ganze Hutöffnung für den Sporenaustritt voll geöffnet bleibt. Im Dunkelversuch liegen die Sporen in einem schmalen Hof um den zerflossenen Fruchtkörper, es sind nur vereinzelte Sporen auf dem Fanggläschen nachzuweisen.

Mit der Lampe bewärmt zeigt sich bei derselben Anordnung fast vollständige Verbreitung der Sporen.

4) Der Hut eines Fruchtkörpers von *Coprinus sterquilinus* wurde, als er sich gerade ausgebreitet hatte, in umgekehrter Lage, also mit dem Hymenium nach oben, in einem mit Etagen versehenen Zylinder montiert, wie in Versuch 1 und 2, dann bewärmt oder in die Sonne gestellt. Nach etwa 3 Stunden war noch keine Spore, weder auf der Unterlage noch auf den Etagengläschen, verbreitet. Die Basidien hatten zwar geworfen, es war aber nicht eine Spore verbreitet worden. Dieser Versuch beweist, daß die Sporen bei den *Coprinus*-Arten, dgl. bei allen anderen in derselben Art geprüften Basidiomyceten nicht hoch genug abgeworfen werden, um von der Luftströmung erfaßt zu werden, wie bei den radiosensiblen Ascomyceten. Es muß hier also immer ein genügend hoher Fallraum gegeben sein und eine Fallbewegung vorangehen (Fallsporen, im Gegensatz zu den Wurfsporen der Ascomyceten).

d) *Psatyrella disseminata*-Früchte,

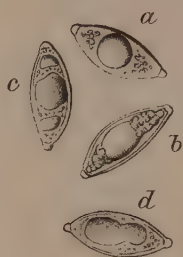
die am 28. Juni 1905 noch weiße, unausgebreitete Hüte hatten, waren am folgenden Tage vollständig vergangen. Die Sonnenbestrahlung dieses Tages hatte ihr Leben in so kurzer Zeit beendet. An demselben Tage wurden Fruchtkörper von denselben Stellen ausgehoben und in einen dunklen, feuchten Raum gestellt. Hier sind die Früchte am folgenden Tage noch weiß und geschlossen. Nur einige zeigen eine dunklere Verfärbung des Hutes. Bei höheren Temperaturen erfolgte die schnelle Entfaltung allerdings auch unabhängig von der Bestrahlung.



5.



6.



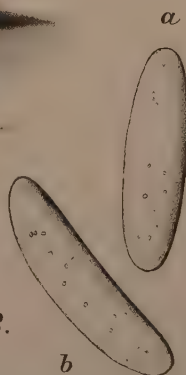
4b



4a



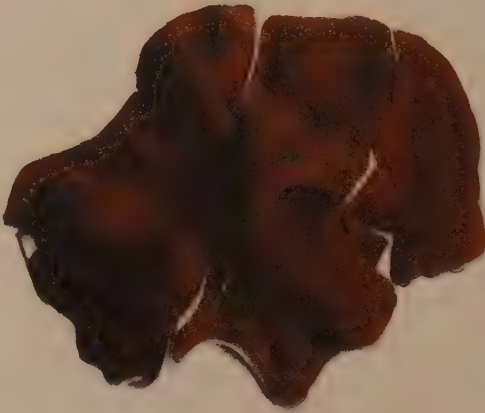
7.



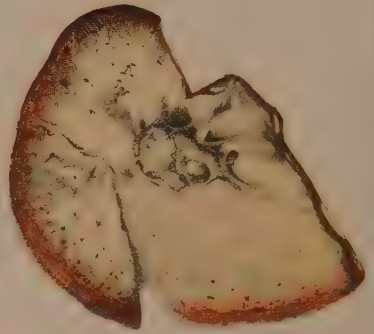
8.

b

3a



3b



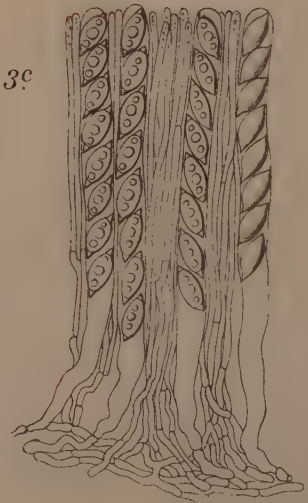
1.



2.



3c



Figurenerklärung zu den Tafeln.

Tafel I und II.

Fig. 1. *Gyromitra esculenta*, Faltenfrucht, von oben aufgenommen. Nat. Gr.

Fig. 2. *Gyromitra esculenta*, Warzenfrucht, seitliche Aufnahme. Nat. Gr.

Fig. 3 a. *Discina radiosensilis*, Scheibenoberfläche, Frucht mit Bruchstellen und am Rande etwas beschädigt. Nat. Gr.

Fig. 3 b. *Discina radiosensilis*, Unterseite mit Stielbildung; Bruchstück. Nat. Gr.

Fig. 3 c. Querschnitt durch das Hymenium von *Discina*, die Asken in verschiedenen Reifestadien; der rechts gezeichnete Ascus ist der jüngste: Sporenhalt noch undifferenziert, ebenso die beiden Spitzen, der Ascus links ist völlig ausgereift. Vergr. ca. 160.

Fig. 4 a. *Gyromitra gigas*, seitlich aufgenommen (etwa pfundgroße Frucht). Nat. Gr.

Fig. 4 b. Sporen von *Gyromitra gigas*. Vergr. ca. 400.

a) Frisch aufgefangene Sporen.

b) c) d) Mehrere Jahre aufbewahrte Sporen; der ölartige Reservestoff hat seine scharf begrenzten Konturen und seine starke Lichtbrechung eingebüßt;

b) abgestorben, mit kontrahiertem Plasma.

Fig. 5. Sporen von *Discina radiosensa*. Vergr. ca. 400.

a) Mit einem großen zentralen,

b) und c) mit einem größeren mittleren und zwei kleineren seitlichen ölartigen Tropfen.

Fig. 6. Sporen von *Gyromitra esculenta*, Faltenform. Vergr. ca. 400.

Fig. 7. Sporen von *Gyromitra esculenta*, Warzenform. Vergr. ca. 400.

Fig. 8. Sporen von *Verpa bohemica*. Vergr. ca. 400.

Beiträge zur Biologie und Systematik einheimischer submerser Phycomyceten.

Von

M. v. Minden.

Mit 8 Tafeln und 26 Abbildungen im Text.

I. Allgemeines über das Vorkommen und das Einsammeln vegetabilische Substrate bewohnender Wasserpilze.

Unter den submersen Phycomyceten, die oft schlechtweg als „Wasserpilze“ bezeichnet werden, verdienen einige Gattungen wegen ihrer morphologischen Gliederung, ihrer systematischen Stellung und ihrer eigenartigen Lebensverhältnisse eine ganz besondere Beachtung. Hier sind vor allem die schon länger bekannten Gattungen *Rhipidium*, *Araiospora*, *Sapromyces*, ferner *Gonapodya*, *Blastocladia* und endlich *Monoblepharis* zu erwähnen. Ihnen schließen sich einige neu aufgestellte Formen an, unter denen das morphologisch höchst bemerkenswerte *Myrioblepharis*, ferner einige neue, später zu beschreibende Pythiaceen wie auch die Gattung *Macrochytrium* hervorgehoben werden mögen. Trotz des vielseitigen Interesses, das diese Pilze verdienen, haben sie, abgesehen von den letzten Jahren, nicht die ihnen gebührende Beachtung gefunden. Die Hauptgründe hierfür liegen nun wohl vor allem darin, daß sie bald nach ihrer Entdeckung wieder verloren gingen, und es nicht gelingen wollte, sie, manchmal trotz eifrigen Suchens, wieder aufzufinden.

Derjenige, der unsere Kenntnisse bezüglich des Vorkommens und der Morphologie dieser Gattungen zuerst am wesentlichsten bereicherte, war THAXTER (1895, 1896). Er fand die meisten der vorhin erwähnten, meist aus Europa bekannten, zum großen Teil von

CORNU (1872) beschriebenen Pilze in Nordamerika wieder und beschrieb eine größere Zahl neuer Formen, unter diesen auch die merkwürdige *Myrioblepharis paradoxa* (1895). 1900 gab LAGERHEIM (1900) bezüglich der Gattung *Monoblepharis* an, daß sich einige, zum Teil von ihm neu aufgestellte Arten fast stets auf mit Flechten bewachsenen, untergetauchten, faulenden Zweigen einzustellen pflegen, wenn diese den Winter über im Wasser gelegen haben. In den Jahren 1901—03 habe ich mich vor allem auf Anregung von Herrn Geheimrat BREFELD mit den Wasserpilzen beschäftigt und über meine Funde in dem Centralblatt für Bakteriologie, Bd. 8, 1902, S. 805 u. 821 einen kurzen Bericht veröffentlicht. Es gelang mir, Vertreter der meisten vorhin erwähnten Gattungen wieder aufzufinden, und ferner gewann ich schon damals die Ueberzeugung, daß diese Pilze nicht die ihnen scheinbar zukommende Seltenheit haben konnten. Auch durch die vortreffliche, vor allem mit ausgezeichneten Abbildungen versehene Abhandlung von WORONIN (1905) über *Monoblepharis* wurde die weitere Verbreitung bezüglich dieser Gattung erwiesen. Ganz neuerdings ist eine größere Zahl der vorhin erwähnten Gattungen sowie einige neue Formen auch aus Dänemark durch PETERSEN (1910) bekannt geworden, *Sapromyces* und *Monoblepharis* auch in der Provinz Brandenburg und die letztere auch in der Schweiz (v. TIESENHAUSEN, 1912) gefunden worden.

Nach meiner Uebersiedelung von Breslau nach Hamburg habe ich mich nun von 1903 an bis jetzt mit der Verbreitung und der Morphologie der Wasserpilze beschäftigt und kann nun auf Grund meiner Nachforschungen auch an räumlich weit entfernten Gegenden Deutschlands feststellen, daß viele dieser Pilze in unseren Gewässern als überall vorkommend bezeichnet werden müssen. Vor allem läßt sich dies von *Rhipidium*, *Blastocladia* und *Gonapodya* behaupten, die sich wenigstens in einer oder der anderen Art an allen Orten Nordwestdeutschlands, an denen ich nach ihnen gesucht habe, nachweisen ließen und auch bei Breslau von mir gefunden wurden. Bei Hamburg z. B. fand ich Vertreter dieser Gattungen an allen möglichen Stellen, in kleineren oder größeren Gewässern. So habe ich sie dort in den Marschgräben der Elbinseln, in den Waldteichen des Sachsenwaldes und der Walddörfer und auch in einigen größeren, Hamburg benachbarten Seen gefunden. Nur in einigen mit Wasser

gefüllten Moorlöchern ließen sich *Rhipidium* und *Blastocladia* nicht nachweisen, wenigstens nicht mit den von mir angewandten Methoden. Dort war aber die Gattung *Sapromyces* wie auch eine *Gonapodya*-Art vorhanden. Auch an anderen Orten Nordwestdeutschlands, z. B. bei Wilhelmshaven, sowie an zahlreichen Orten des Großherzogtums Oldenburg habe ich die meisten jener Pilze beim Suchen nach ihnen, sowohl in stark verschmutzten wie klaren Gewässern, überall verbreitet gefunden.

Als Hauptgrund dafür, daß die in ihrer Organisation meist oft sehr auffallenden und auch relativ recht großen Formen dieser Gattungen bisher den Nachforschungen entgehen konnten, darf wohl der Umstand angesehen werden, daß sie an ihren natürlichen Substraten tatsächlich wenig auffallen, und dies um so weniger, als sie hier immer von zahlreichen anderen Organismen, wie Bakterien, anderen Wasserpilzen usw., begleitet sind, die sie oft dicht umhüllen und dadurch den Blicken entziehen. Mit Vorliebe siedeln sie sich an der Oberfläche aller möglichen absterbenden, verwesenden pflanzlichen Teile, wie untergetauchter Aeste, Rhizome, Wurzeln, Knollen, aller Arten von ins Wasser gefallen Fruchten usw. an; hier besonders an solchen Stellen, an denen infolge natürlicher Oeffnungen (Lenticellen) oder künstlicher Verletzungen (Bruchstellen usw.) ein reichlicherer Substanzaustritt nach außen stattfindet. Sehr oft habe ich sie z. B. an Aepfel- und Birnfrüchten, auch Kartoffelknollen, wie an Eschen- und Kiefernzweigen und an den Rhizomen der Seerosen gefunden, niemals dagegen an faulenden tierischen Objekten, trotzdem ich oft im Laufe meiner Untersuchungen über *Saprolegnia*-ceen an solchen Orten nach ihnen gesucht habe.

Bei meinen Nachforschungen über die Verbreitung dieser Pilze hat mir nun eine Sammelmethode die größten Dienste geleistet, auf die ich hier mit einigen Worten eingehen möchte. Diese bestand darin, Früchte, wie Aepfel, Birnen, Steinobst usw., die wegen ihres reichlichen Gehalts an Nährstoffen offenbar ausgezeichnete Nährsubstrate dieser Pilze darstellen, in kleine Gazebeutel gehüllt, in Gewässer aller Art auszulegen und sie dort einige Zeit, etwa 8—14 Tage, liegen zu lassen. Die Gazebeutel waren zu vier bis sechs, in etwa $\frac{1}{2}$ m Abstand voneinander an einem längeren Faden festgebunden. Um den Zweck zu erreichen, ist es hierbei günstig, daß die Früchte an der Oberfläche bleiben. Zeigen sie Neigung zum

Versinken, so muß man sie nach Möglichkeit an in der Nähe der Oberfläche wachsenden Pflanzenteilen zu befestigen suchen. Meist halten sie sich jedoch von selbst schwimmend. Die Entwicklung mancher dieser Pilze wird offenbar durch ihr Wachstum auf der Oberfläche begünstigt, eine Erfahrung, die sich auch beim Einfangen von Saprolegniineen auf tierischen Substraten, z. B. auf Ameisen-eiern, immer wieder bemerklich macht. Es empfiehlt sich, bei solchen Fangversuchen kleinere Früchte zu wählen, da diese sich nachher leichter in geeigneten Kulturgefäßen erhalten lassen, ohne daß eine allzu rasche und starke Verschmutzung des Wassers durch Zersetzungsprodukte eintritt.

Die sich auf solchen Früchten einstellende Pilzflora ist ungemein interessant. Neben typischen Saprolegniaceen, z. B. *Saprolegnia*-, *Achlya*- und *Dictyuchus*-Arten, finden sich hier eine größere Zahl anderer Wasserpilze ein. Ungemein häufig treten hierbei jene vorhin schon erwähnten Gattungen *Rhipidium*, *Blastoclada* und *Gonopodya* auf, nicht selten erscheint auch die von PETERSEN (1910) beobachtete *Pythiomorpha gonopodyoides*. Ganz regelmäßige Gäste unter besonderen äußeren Bedingungen sind auch einige neue, nachher zu beschreibende Pythiaceen. Viel seltener ist mir eine Chytridiinee, das vorhin schon erwähnte *Macrochytrium*, begegnet, und nur einmal gelang es mir, die bisher allein von THAXTER (1895) in Nordamerika beobachtete *Myrioblepharis paradoxa* in dem schimmelartigen Rasen an der Oberfläche solcher Früchte wiederzufinden. Die meisten dieser Pilze treten oft zu mehreren untereinander gemischt auf oder aber mehr oder weniger isoliert die ganze Oberfläche der Früchte oder sie streckenweise einnehmend. Natürlich sind immer in großer Menge andere Organismen, vor allem Hefen, Bakterien, tierische Lebewesen, aber auch zuweilen höhere Fadenpilze vertreten. Auffällig war, daß sich an solchen Früchten niemals *Monoblepharis*, wie *Sapromyces* und *Araiospora* einstellten, obwohl auch diese Pilze vegetabilische Substrate bewohnen.

Erst bei Anwendung dieser Methode ließ sich die allgemeine Verbreitung der oben erwähnten, bisher für selten angesehenen oder auch noch gar nicht beobachteten Pilze nachweisen. Es ist ferner bei diesem Sammelverfahren nicht notwendig, die Früchte bei ihrer Entnahme aus den Gewässern direkt in mit Wasser gefüllte und

dadurch schwer zu transportierende Gefäße zu übertragen. Vielmehr genügt es, sie in feuchtes Gras oder Wasserpflanzen zu verpacken und das Ganze mit geeigneten Umhüllungen zu versehen, die eine Austrocknung auf dem Transport verhindern. Auch Zweige sowie andere von Wasserpilzen bewohnte, dem Wasser entnommene Substrate lassen sich so ohne sichtbare Schädigung der auf ihnen lebenden Pilze leicht transportieren. Nach dem Uebertragen dieser Substrate in die Kulturgefäße erscheint es ratsam, je nach ihrer Größe, das in ihnen enthaltene Wasser mehr oder weniger oft zu erneuern, um eine allzu starke Ansammlung von Zersetzungsstoffen zu vermeiden. Notwendig erscheint ein häufigerer Wechsel vor allem bezüglich der echten Saprolegniaceen; sie ziehen sich sonst an den Substraten ganz auf deren höchsten, unmittelbar an die Wasseroberfläche grenzenden Teile zurück, um auch hier nicht selten ganz zu verschwinden. Ihr Sauerstoffhunger treibt sie offenbar dahin. Viel weniger bedürfen die anderen vorhin erwähnten Pilze öfteren Wasserwechsels. Am widerstandsfähigsten sind in dieser Beziehung vor allem die *Gonapodya*-Arten und *Macrochytrium botrydioides*. So habe ich mehrfach die Früchte sich selbst überlassen ohne jede Erneuerung des allmählich sich immer mehr an Zersetzungsstoffen anreichernden Wassers, das sich mit einer dicken Bakterien-schicht oberflächlich überzog. Unter solchen Verhältnissen starben schließlich auch die *Blastocladia*- und *Rhipidium*-Arten ab, obwohl auch sie starke Fäulnis ohne Schädigung zu ertragen vermögen; schließlich aber blieben jene Formen doch noch am Leben, ohne Beeinträchtigung ihrer Lebensfunktionen, ihres Wachstums wie des Ausschwärmens der Zoosporen. Es wäre interessant, ihre Lebensverhältnisse näher zu erforschen, vor allem festzustellen, woher diese Pilze den zum Leben notwendigen Sauerstoff nehmen. Denn es erscheint kaum glaublich, daß das umgebende Wasser ihn unter diesen Umständen in freier Form besitzt. Wahrscheinlich liegen Organismen vor, die wenigstens fakultativ anaerob zu leben vermögen.

Im folgenden soll nun über eine größere Zahl neuer oder wenig bekannter Wasserpilze berichtet werden. Auch seien hier jetzt einige Versuchsreihen mitgeteilt, die ich 1901—1902 im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Breslau ausgeführt habe und deren Veröffentlichung ich trotz ihrer Lückenhaftigkeit nicht länger hinaus-

schieben möchte. Herrn Geheimrat BREFELD, dem damaligen Direktor des Instituts, dem ich wegen mancher Anregung verpflichtet bin, sei auch an dieser Stelle noch nachträglich mein größter Dank ausgesprochen. Bemerkt sei noch, daß sich eine kurze Diagnose der meisten, unten näher beschriebenen Formen in meiner Bearbeitung der Wasserpilze in der von LINDAU herausgegebenen Kryptogamenflora der Mark Brandenburg (v. MINDEN, 1912) findet.

II. *Araiospora spinosa* (CORNÜ) THAXTER.

Bot. Gaz., Bd. 21. S. 326.

a) Beschreibung des Pilzes.

Im Jahre 1872 beschrieb CORNÜ einen Pilz, den er als *Rhipidium spinosum* bezeichnete, der aber später von THAXTER (1896) *Araiospora spinosa* benannt wurde. Dieser Pilz ist, soweit mir bekannt, bisher nicht wieder beobachtet worden. Auch CORNÜS Angaben über ihn sind nur kurz. Er beschränkt sich auf folgende Bemerkung: „Une dernière espèce, beaucoup plus rare et moins bien étudiée, présente sporanges (?) munis de pointes longues dirigées en haut ou en bas (*Rh. spinosum*)“ (S. 15). Die seiner Abhandlung beigegebenen Zeichnungen stellen lediglich einige isolierte und zudem durch einen Parasiten (*Pleolpidium*) verzerrte Sporangien dar. Sie wie die vorstehenden Bemerkungen, lassen aber doch mit großer Wahrscheinlichkeit erkennen, daß der von ihm beobachtete Pilz mit dem hier vorliegenden identisch ist. Erst durch THAXTER sind wir über die Gattung durch die Beschreibung einer neuen, auf faulenden Zweigen gefundenen Art, *A. pulchra*, genauer unterrichtet worden. Die vorliegende Art hat auch er nicht beobachtet.

Ich fand den Pilz zuerst in Breslau auf Eichenzweigen in einem Waldsumpf. Dann beobachtete ich ihn auf der Elbinsel Waltershof in einem Graben am Rande eines Erlenbruchs auf Erlenzweigen zusammen mit *Achlya racemosa*. In größter Menge trat er aber auf faulenden losgerissenen schwimmenden Rhizomen der weißen Seerose auf in einem dicht mit diesen und Röhricht bewachsenen Teich nahe Pinneberg in Holstein. Diese Funde an zwei räumlich weit auseinanderliegenden Orten Deutschlands sprechen für eine ausgedehnte Verbreitung, zumal ja auch der von CORNÜ in Frankreich gefundene Pilz wahrscheinlich hierher gehört. Daß

er auffälligerweise bei meinen zahlreichen Versuchen, die Pilzflora der Gewässer durch ausgelegte Früchte zu erkunden, an solchen nicht erschien, ist schon vorher berichtet worden.

Die Gattung *Araiospora* ist von *Rhipidium* vor allem durch das Vorkommen zweier Arten von Sporangien, die man als einfache und als Stachel- oder Hörnersporangien bezeichnen kann, unterschieden. Die ersteren sind meist gestreckt-ellipsoidisch, zuweilen fast zylindrisch mit verschmälelter Spitze und Basis, seltener gedrungener, reif mit kurz vorragender Entleerungspapille; die ziemlich dünne glatte Membran kollabiert nach der Entleerung. Die Stachelsporangien sind meist gedrungener als jene, breiter ellipsoidisch oder nahezu eiförmig, mit einer kräftigen, deutlich doppelt konturierten Membran und starren, soliden oder doch nur von einem zarten Kanal durchzogenen Hörnern oder Stacheln kurz unterhalb des breit abgerundeten Scheitels. Die Stacheln stehen oft in zwei Kreisen, wobei die höher stehenden und oft kürzeren sich meist starr nach vorn richten, die des tieferen Kreises gewöhnlich infolge einer an ihrer Basis auftretenden Krümmung nach rückwärts gebogen sind oder aber quer abstehen; seltener sind alle Stacheln nach hinten oder quer gerichtet. Ihre Zahl ist verschieden; den inneren Kreis bilden nicht selten 4, auch wohl 6 Stacheln, den äußeren oft 8; zuweilen ist aber auch nur ein Kreis mit 4—8, überhaupt in ihrer Zahl schwankenden Stacheln vorhanden.

Durch diese Sporangien ist *A. spinosa* durchaus von *A. pulchra* THAXTER unterschieden, bei der die Stacheln normal über die ganze Oberfläche verteilt sind. Es mag aber bemerkt werden, daß sie bei Wachstum des Pilzes in Nährgelatine, wenn auch nur vereinzelt, auch an anderen Stellen als nur in der Umgebung der Entleerungsöffnung auftreten können. Nach der Entleerung kollabieren die Stachelsporangien infolge ihrer bedeutend dickeren Membranen nicht.

In der Größe sind die Sporangien beiderlei Art wechselnd; die einfachen sind etwa 90—150 μ lang und 45—60 μ breit; die Länge der Stachelsporangien beträgt etwa 100—150 μ , ihre Breite 40—80 μ ; bei den Stacheln betragen diese Zahlen 60—70 μ und gegen 9 μ . Beide Sporangienarten sitzen mit kurzem, dünnem Stiel den Traghyphen auf.

Die Sporangienbildung kündigt sich fast immer durch eine ein wenig unterhalb der Spitze der Traghyphne gelegene beulige Vor-

stülpung an, aus deren oberem Ende nun ein feines Spitzchen hervorwächst, das seinerseits apikal anschwillt. Diese Anschwellung füllt sich zunächst mit einem hyalin glänzenden Inhalt und vergrößert sich nun weiterhin zum Sporangium, während ihr Stiel zu der unter diesem gelegenen Striktur wird. Die Stacheln der Hörnersporangien erscheinen erst ziemlich spät nahe dem breit abgerundeten Scheitel, an dem dann eine kappenförmige Zone weißlichen Plasmas sichtbar ist; sie treten zunächst in Form kleiner Höcker auf. In einem Fall beobachtete ich, daß diese Stacheln etwa 6 Stunden gebrauchten, um etwas mehr als ein Drittel ihrer Länge zu erreichen.

Charakteristisch für eine Gruppe von Leptomitaceen ist die auffällige Gliederung des Thallus in eine Hauptachse und Nebenachsen. Zu dieser Gruppe gehört auch *Araiospora*. Die erstere kann bei kräftigen Pflanzen sehr voluminös, oft breit-zylindrisch, sein; an schwächeren Pflanzen ist sie mehr gestreckt, schlauchförmig, um schließlich gar nicht mehr besonders aufzufallen. Von dem Grunde der Hauptachse dringen kräftige, sich reich verzweigende Rhizoiden in das Substrat ein, das sie nach allen Richtungen hin durchziehen. Der Scheitel trägt in wechselnder Zahl zylindrische schlauchförmige Nebenachsen, die entweder schon mit den Sporangien abschließen oder aber terminal in ähnlicher Weise verzweigt sein können. Seltener sitzen die Sporangien direkt der Hauptachse ohne Zwischenschaltung anderer Glieder auf, oder diese trägt sowohl Sporangien wie auch Nebenachsen.

Strikturen finden sich innerhalb des Fadenverlaufs nicht oder nur ganz ausnahmsweise, auch nicht an den Nebenachsen letzter Ordnung; sie sind aber stets an der Ursprungsstelle dieser wie unterhalb der Sporangien erkennbar. Die Membran vor allem der Hauptachse ist derb und besteht aus Cellulose, da sie sich mit Jod und konzentrierter Schwefelsäure blau färbt.

Die Sporangien beiderlei Art sitzen entweder einzeln an den Enden der Achsen oder sie sind hier, wie oft, büschelig gedrängt nebeneinander. Reif bilden sie am Scheitel einen papillös vorspringenden Entleerungshals; das wandständige Plasma umschließt dann eine große Vakuole und zerfällt hier schon in die Sporen, deren Umrisse deutlich erkennbar sind. Kurz vor der Entleerung weicht die Sporenmasse von der Sporangiumwandung, wohl infolge Quellung ihrer inneren Schicht, ein wenig zurück; zugleich tritt in

der Entleerungspapille eine weißliche Quellschubstanz auf. Schließlich zerreißt wohl infolge des sich immer mehr steigenden Innendruckes der Scheitel dieser Papille, worauf die Sporen einzeln nacheinander, oft unter beträchtlicher Streckung beim Passieren der engen Öffnung, hervortreten, um sofort fortzuschwärmen.

Die Sporen sind nierenförmig mit feinkörnigem Plasma und einer Einkerbung, in der zwei längere zarte Cilien befestigt sind. Nach kurzem Umherschwärmen kommen sie zur Ruhe, umgeben sich mit einer Membran und keimen. Nach der Entleerung kollabiert die Membran der Sporangien; nur einmal beobachtete ich, daß eine Durchwachsung eintrat und sich ein zweites Sporangium in dem ersten bildete. Wie auch THAXTER von *A. pulchra* feststellt, ist auch hier weder in der Sporenentleerung noch in den Sporen selbst bei den beiden Sporangienformen ein Unterschied bemerkbar. Auch traten beide nicht selten an denselben Pflänzchen nebeneinander auf, wenngleich im allgemeinen die Stachelsporangien zeitlich fast immer den einfachen Sporangien folgen und dann besonders hervortreten, wenn das Wachstum der Pflanzen im wesentlichen abgeschlossen ist oder dieses durch Kälte oder andere ungünstige Umstände eine Hemmung erfährt. So waren an Pflanzen, die ich zu Anfang des Winters sammelte, die Stachelsporangien an vielen Pflanzen allein und in sehr reichlicher Menge vorhanden. Offenbar können sie längere Ruhezeiten durchmachen. Das würde auch ihre derbere Membran erklären, und dann ließe sich auch die Stachelbekleidung biologisch deuten. Denn daß das Stachelkleid der Fortpflanzungsorgane vieler im Wasser lebender Organismen die Bedeutung eines Abwehrmittels besitzt, ist sehr wahrscheinlich, und das dann infolge ihrer längeren Existenz größere Schutzbedürfnis gerade dieser Sporangien macht dieses Kleid verständlich. Jedenfalls dürften die vielen starren, nach allen Seiten ausstrahlenden Stacheln der oft zu vielen an den Enden der Achsen zusammengedrängten Sporangien einen sehr wirksamen Schutz gegen den Fraß von Rädertieren und Schnecken, die wohl hauptsächlich als Feinde in Betracht kommen, darstellen.

Wie aus dem Vorstehenden hervorgeht, stellen die Stachelsporangien Hemmungsbildungen dar, die bei ungünstigen Ernährungsbedingungen, bei tieferen Temperaturen, höherem Alter in ihrer Entwicklung begünstigt werden.

Die von mir angestellten Kulturversuche, die später beschrieben werden sollen, zeigen, daß sich die Stachelsporangien ferner vor allem dann bilden, wenn die Umgebung eine Sporenentleerung nicht zuläßt, so an dem in Gelatine wachsenden Mycel, wie an den in die Luft ragenden Fäden. *Araiospora spinosa* scheint also auf mannigfache Weise ihre Existenz zu sichern, zunächst durch die Ausbildung der einfachen Sporangien, deren Sporen sofort ausschwärmen, um die günstigen Lebensbedingungen, die sie vorfinden, und die zu der Bildung dieser Sporangien notwendig sind, soweit wie möglich auszunützen. Werden die Entwicklungsbedingungen ungünstiger, so werden die Stachelsporangien gebildet, die längere Zeit am Leben bleiben können; daß für sie ein Ruhezustand freilich nicht direkt nötig ist, zeigt die zuweilen sofort nach ihrer Entstehung eintretende Sporenentleerung. Endlich treten auch dickwandige, durch einen Geschlechtsprozeß erzeugte Oosporen auf, die als die eigentlichen Ruhezustände anzusehen sind und nach dem Verhalten dieser Sporen bei verwandten Pilzen sehr ungünstige äußere Lebensbedingungen, wie starke Kälte, völliges Austrocknen usw., aushalten können. Eine ähnliche biologische Bedeutung und auch ähnliche Entstehungsbedingungen, wie die Stachelsporangien, besitzen die bei den Saprolegniaceen weitverbreiteten Gemmen. Sie stellen sich unter ungünstigen Ernährungsbedingungen oft in großer Zahl ein, treten aber hier freilich als in ihrer Form ganz unbestimmte plasmaerfüllte Thallusabschnitte auf. Auch sie können längere Ruhezeiten durchmachen, um dann mit Sporen, aber auch mit einem Keimschlauch zu keimen. Daß auch bei *Rhipidium* neben den dünnwandigen Sporangien noch eine andere Sporangienform mit dicker starrer Wandung auftritt, die unter denselben Verhältnissen zu entstehen scheint und eine ähnliche biologische Rolle spielt, mag hier schon hervorgehoben werden.

Trotz häufigen Suchens und längerer Kultur dieses Pilzes habe ich doch nur einmal die Geschlechtsorgane beobachtet. Sie fanden sich an einigen Pflänzchen, die auf untergetauchten Eichenzweigen in einem Waldsumpf in der Umgebung Breslaus wuchsen. Leider war das Material nicht sehr reichhaltig, so daß die folgenden Mitteilungen nicht ganz vollständig sind. Nach diesem Funde bestehen die Geschlechtsorgane nun aus Oogonien und Antheridien von ähnlicher Ausbildung wie bei anderen Leptomitaceen wie auch Sapro-

legniaceen. Die Oogonien werden an traubig angeordneten kurzen Seitenzweigen der oft terminal Sporangien tragenden Achsen gebildet. Sie sind kugelig, aber meist nach dem Tragstiel zu ein wenig verschmälert; von letzterem sind sie durch eine Membran abgetrennt; ihre Wandung ist glatt und relativ dünn. Die Antheridien werden an den Enden längerer, dünnerer, sich hin und her schlängelnder, den Rasen durchwachsender Nebenäste durch eine Querwand abgeschnürt. Sie sind gekrümmt keulig und schmiegen sich mit der Längsseite der Oogonwandung dicht an. Einen Befruchtungsschlauch habe ich nicht beobachtet; es wäre aber sehr wohl möglich, daß er mir an dem nicht sehr reichlichen Material entgangen ist, zumal da er sich bei *A. pulchra* findet. Die Nebenäste selbst entsprangen an den von mir beobachteten Pflänzchen am oberen Ende der die Sporangien tragenden Fäden, meist dicht unter diesen; zuweilen nahmen diese aber direkt terminal den Charakter von Nebenästen an, die, wie die Taf. I Fig. 2 zeigt, in einigen Fällen wieder Sporangien gebildet hatten. An den von mir beobachteten Pflänzchen waren die Geschlechtsorgane auf verschiedene Pflänzchen verteilt, die Nebenäste also diklinen Ursprunges.

Die Oosporen werden einzeln in den Oogonien gebildet, in denen sie locker liegen; ihre Wandung ist ziemlich kräftig, bräunlich-gelblich gefärbt und, von der Fläche gesehen, polygonal gefeldert, während sie im optischen Längsschnitt aus einzelnen, etwa gleich großen Zellen, die den Feldern entsprechen, zu bestehen scheint. Ich habe die Entstehung der Oosporen nicht näher verfolgen können; sie dürfte aber wahrscheinlich in ähnlicher Weise wie bei *Rhipidium* vor sich gehen. Hier aber, wie nachher nachzulesen ist, bildet das peripherische Plasma in den reifenden Oogonien ein regelmäßiges Netzwerk, dessen Maschen zellige, polygonale Vakuolen entsprechen, in denen in großer Menge Baustoffe enthalten sind, die beim Bau der hier auffallend dicken Oosporenmembran Verwendung zu finden scheinen. Diese Vakuolen verschwinden nun bei *Rhipidium*; bei *Araiospora* scheinen sie aber in ihren Konturen erhalten zu bleiben, so daß dadurch der Eindruck einer das Plasma der Oosporen umgebenden Zellhülle entsteht.

Daß *Araiospora pulchra* THAXTER von der vorliegenden Art durchaus unterschieden ist, zeigen vor allem die Stachelsporangien wie die Geschlechtsorgane. Denn dort sind die Stacheln wesentlich

kürzer, gerade und dazu ziemlich gleichmäßig auf die ganze Oberfläche der Sporangien verteilt. Die Antheridien sind dort ferner kleine, nahezu kugelige Zellen, die an der Basis der Oogonien mit diesen verwachsen; die die Antheridien tragenden Nebenäste entspringen an einem höher gelegenen, kurzen, oft unregelmäßig geformten Endsegment der die Oogonien tragenden Achsen, so daß die Befruchtung hier streng androgyn ist. Zudem füllen die Oosporen meist ganz das Oogon aus.

Zum Schluß sei noch die Diagnose dieser Art hinzugefügt.

Araiospora spinosa (CORNÜ) THAXTER,

Bot. Gaz., Vol. 21, u. v. MINDEN, Saprolegniaceae, in LINDAU, Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, Bd. 5, S. 593, Fig. 10 a—c (S. 590). — *Rhipidium spinosum* CORNÜ, Ann. Sc. nat., Sér. 5, T. 15, 1872, p. 15, Taf. 5, Fig. 1—9.

Hauptachse variabel, oft voluminös, breit-zyllindrisch, mit kräftiger Membran, oder bei schwächeren Pflanzen dünner und gestreckt, mit zahlreichen, verzweigten Rhizoiden im Substrat wurzelnd; an seinem oberen Ende meist mit zahlreichen kräftigen, doldig stehenden Aesten besetzt, die selbst wieder doldig verzweigt sein können oder unverzweigt sind. Einschnürungen nur an der Ursprungsstelle der Aeste und unterhalb der Sporangien und der Oogonien, selten im Fadenverlauf. Sporangien von zweierlei Gestalt, meist wie die Aeste zu mehreren (2—8) nebeneinander an den Enden der Zweige, aber auch direkt an der Hauptachse, seltener einzeln; entweder beide Sporangienarten für sich oder untereinander gemischt. Maße bei einer kräftigen Pflanze: Basalzelle 800 μ lang an der Spitze und Basis 160 μ breit, primäre Nebenachsen 780 μ lang und 76—96 μ breit. Einfache Sporangien mehr oder weniger gestreckt-ellipsoidisch, 90—150 μ lang, 45—60 μ breit; Stachelsporangien gedrungener, eiförmig oder breiter ellipsoidisch, mit meist soliden, starren, wagerecht abstehenden oder nach hinten, seltener nach vorn gerichteten, geraden oder schwach gebogenen Stacheln, die meist in zwei Kreisen in wechselnder Zahl (innen oft zu 4, außen oft 8) die Entleerungspapille umgeben; Größe wechselnd, etwa 100—150 μ lang und 40—80 μ breit, Stacheln 60—70 μ lang, 9 μ breit. Schwärmsporen in beiden Sporangien von derselben Form, nierenförmig mit zwei in einer seitlichen Einbuchtung gelegenen Cilien und körnigem Inhalt; nur einmal schwärmend, dann sich abrundend und nach der Umhüllung

mit einer Membran keimend. Oogonien an kurzen Stielen traubig angeordnet, kugelig, mit glatter bräunlicher Membran. Antheridien relativ groß, krumm zylindrisch, sich der Oogonwandung mit der Längsseite anschmiegend, an langen, dünnen, die Fäden oft umschlingenden Nebenästen diklinen Ursprunges (ob immer?). Oosporen einzeln, das Oogon nicht ganz ausfüllend, kugelig, mit einer dicken Hülle von zelligem Bau.

Auf abgestorbenen, untergetauchten Zweigen (Eiche, Erle), auf faulenden Rhizomen der Seerose. — Breslau, Hamburg; wahrscheinlich auch Frankreich.

b) Reinkultur und Verhalten auf festen und in flüssigen Nährsubstraten von verschiedener Konzentration.

α) Reinkultur.

Ueberträgt man Thallusstücke oder ganze Pflänzchen nach vorhergehender möglichst sorgfältiger Befreiung von begleitenden Organismen von einem natürlichen Substrat auf die Oberfläche einer geeigneten Nährgelatine, so stellen sich regelmäßig Bakterien ein, die infolge ihres lebhafteren Wachstums sehr bald den Pilz überwuchern und eine Reinkultur auf dem von KLEBS (1899, S. 514) zuerst angegebenen und für viele Saprolegniaceen auch sehr geeigneten Wege unmöglich machen. Dagegen gelingt sie ziemlich leicht, wenn von den hier reichlich entwickelten Sporen ausgegangen wird. Hierbei wurde so verfahren, daß die mit reifen Sporangien versehenen und durch Schütteln in sterilem Wasser möglichst von Verunreinigungen befreiten Pflänzchen oder nur die Sporangien in einen auf dem Objektträger lang ausgezogenen Tropfen sterilen Wassers gebracht wurden. Die ausschwärmenden Sporen verteilen sich bald in dem Tropfen auch in den entfernteren Teilen desselben, wohin etwa vorhandene bewegliche Bakterien noch nicht vorgedrungen sind. Mit Hilfe eines zarten Glasstabes oder einer Zeichenfeder wurden nun aus diesem Teil kleine Tröpfchen auf die Oberfläche eines festen Nährbodens (Pflaumendekoktgelatine) übertragen. Wenn sich nun auch oft Bakterien an den betupften Stellen der Gelatine entwickelten oder gar keine Entwicklung eintrat, so erschienen doch nicht selten nach einigen Tagen kleine Pflänzchen, die nun rasch abgehoben und in ein flüssiges Nährsubstrat (Bierwürze- oder Bouillonlösung) behufs rascherer Entwicklung übertragen wurden. Auch geschah wohl

die Uebertragung der kleinen, die Sporen enthaltenden Tröpfchen direkt in kleine, mit dem flüssigen Nährsubstrat gefüllte Schalen, ein Verfahren, das sich aber nicht so praktisch wie das soeben beschriebene erwies. Ich habe auch wohl auf dem Objektträger in einem Tropfen schwärmende Sporen in kleine, mit einer Nährlösung gefüllte Kapillaren gelockt und diese dann zu weiterer Kultur benutzt, wenngleich sich auch hier nur selten günstige Resultate ergaben. Die so gewonnenen Reinkulturen dienten dann als Ausgang für eine Reihe von Versuchen.

β) Kultur in Nährsubstraten.

Zur Anstellung der folgenden Versuche wurden entweder die Sporen in die Kulturlösungen übertragen oder schon weiter entwickelte, an der Oberfläche kleiner substanzarmer Früchte wachsende, wenn auch ganz jugendliche Pflänzchen. Im ersteren Falle mußte der Einfluß der angewandten Lösungen rein zur Geltung kommen; aber die Pflanzen befanden sich insofern unter anomalen Verhältnissen, als ihr ganzer Körper von einem flüssigen Medium umspült war. Im zweiten Falle war die Wuchsart in letzter Hinsicht normal; zugleich wurden aber mit den Früchten andere Stoffe in die Kulturlösungen eingeführt, die nun ihrerseits von Einfluß auf die Entwicklung sein mußten.

Trotzdem nun nur kleine, substanzarme Früchte benutzt wurden, und zwar reife Früchte des Weißdorns (*Crataegus oxyacantha*), genügten die in ihnen vorhandenen Stoffe bei Uebertragung in Leitungswasser doch zur Bildung kräftiger Pflänzchen, an denen in reichlicher Zahl Sporangien entstanden. Es mußte aber dennoch ein gewisses Interesse haben, festzustellen, inwieweit von außen auf den jugendlichen Thallus einwirkende Stoffe von Bedeutung sein würden, zumal da solche Einflüsse sicher oft gerade hier an den natürlichen Standorten des Pilzes vorhanden sein werden.

Um den Pilz auf die Früchte zu übertragen, wurden lebhaft wachsende, mit reifen Sporangien versehene Pflänzchen den sterilen Nährlösungen entnommen, in denen sie sich gut entwickelt hatten, und zugleich mit etwa 4—6 Früchten in Schalen gebracht, die steriles Wasser enthielten. Die Früchte waren vorher durch mehrmaliges Erhitzen im strömenden Dampf sterilisiert worden. Nach 2—3 Tagen waren dann meistens die zarten aufstrebenden Hyphen an den Früchten sichtbar, die nun herausgenommen und in die Kultur-

lösungen übertragen wurden. Die letzteren befanden sich in sterilen Glasschalen mit übergreifenden gläsernen Deckeln; es wurden immer 150 ccm der Lösungen benutzt. Veranlaßt wurden die Versuche hauptsächlich durch die Hoffnung, durch sie Näheres über Bedingungen der Entstehung der Fortpflanzungsorgane zu erfahren. Die Untersuchungen von KLEBS (1899) über *Saprolegnia mixta* und anderer gaben ja genügende Hinweise über die einzuschlagenden Wege. Leider sind aber die Versuche nicht über das Stadium von Voruntersuchungen hinausgekommen. Sie haben aber insofern vielleicht einiges Interesse, als sie einige Beiträge zu der Biologie des Pilzes liefern.

1. Feste Nährsubstrate.

Als solche dienten mir eine mit verdünnter Bouillon und eine mit verdünntem Pflaumendekokt versehene Gelatine, auf deren Oberfläche kleine sterile Pflänzchen übertragen wurden.

Wenn auch das Wachstum wesentlich langsamer geschieht als bei einer überimpften *Saprolegnia*-Art, so breitet sich der Pilz doch üppig nach allen Seiten innerhalb einiger Wochen innerhalb der Gelatine aus, wobei er zugleich ein schneeweißes Luftmycel bildet. Bemerkenswert ist nun, daß die sich unregelmäßig verzweigenden Hyphen in reicher Zahl in der Gelatine Sporangien bilden, die aber stets der Stachelform angehören. Ihre Ausbildung ist freilich nicht immer normal; sie sind zuweilen gestreckt und ein wenig gekrümmt; auch treten die Hörner an denselben Sporangien oft nicht gleichzeitig auf. Der Einfluß des festen Nährsubstrats äußert sich auch darin, daß in der Pflaumendekoktgelatine die Seitenäste nicht selten reichlich rhizoidal verzweigt sind, was allerdings in der Bouillongelatine nicht der Fall war (Textfigur 1 u. 2). Ein Ausschwärmen der Sporen hatte naturgemäß nicht stattfinden können. Leider habe ich die Feststellung versäumt, ob der Sporenaustritt bei Uebertragung in Wasser stattfindet.

Sehr interessant ist nun aber, daß auch das Luftmycel Stachelsporangien, und zwar wieder nur diese, bildet; diese bildeten sich, wie ich bei Wachstum des Pilzes in der Bouillongelatine beobachtete, an einzelnen Pflanzen hier sogar früher als innerhalb der Gelatine.

Das Verhalten von *Araiospora spinosa* in festen Nährsubstraten ist daher wesentlich anders als bei den bisher beobachteten

Saprolegniaceen, speziell der von KLEBS beobachteten *Saprolegnia mixta*. Ich habe selbst unter Benutzung dieser zu den vorstehenden Kulturen benutzten Nährböden Parallelversuche mit einer *Saprolegnia*- und *Achlya*-Art angestellt und kann in Uebereinstimmung mit KLEBS nur angeben, daß auch hier bei solchen Nährsubstraten nur vegetatives Wachstum erfolgte. Es bildet sich freilich auch hier ein Luftmycel; dieses aber trägt ebensowenig wie die in

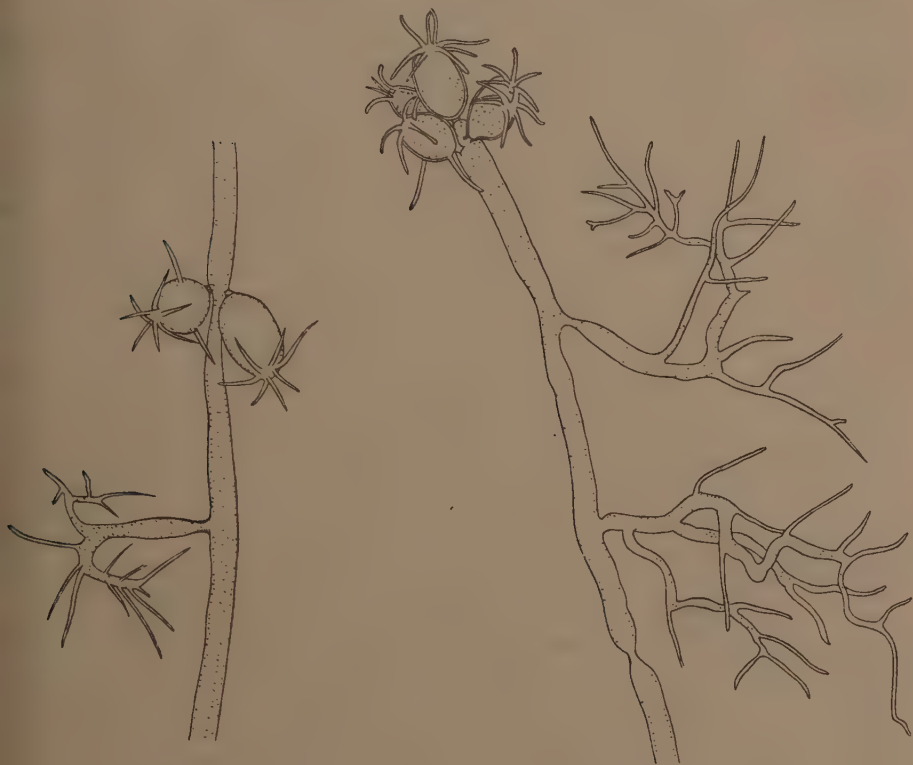


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 1 und 2. *Araiopora spinosa*. Mycelzweig in Pflaumendekoktgelatine.

der Gelatine sich ausbreitenden Fäden Sporangien. Daß sich gerade Stachelsporangien bilden, darf vielleicht in Zusammenhang mit der Hemmung der Sporenentleerung gebracht werden. Auch in ihrem sonstigen Verhalten erweisen sich diese Sporangien als Hemmungsbildungen. Es ist aber schwer zu erklären, warum die Hyphen innerhalb der Gelatine überhaupt zur Sporangienbildung schreiten. Von *Saprolegnia mixta* hat KLEBS festgestellt, daß in allen Medien, in denen ein deutliches Wachstum des Mycels stattfindet,

die Sporangienbildung gehindert wird und sie erst dann stattfindet, wenn sich durch das Wachstum die Nahrungsmenge einem Minimum nähert. Da sich nun aber hier die Pflänzchen ganz normal auf substanzarmen Früchten im Leitungswasser entwickeln und, wie erwähnt, auch in den angewandten Gelatinen ein reichliches Wachstum stattfindet, so darf es wohl als ausgeschlossen gelten, daß hier Nahrungsmangel die Ursache der Bildung der Sporangien sei. Auch die folgenden Kulturversuche in flüssigen Nährsubstraten, bei denen sich ebenfalls Stachelsporangien bildeten, reichen leider nicht zu einer befriedigenden Erklärung aus. So viel aber scheinen sie zu ergeben, daß stoffliche, chemische Reize hier wie auch bei den *Rhipidium*-Arten von wesentlich geringerem Einfluß auf den Entwicklungsgang dieser Pilze als bei den Saprolegniaceen sind.

Diese Kulturversuche auf festen Nährsubstraten habe ich insofern noch modifiziert, als ich einige sterile Pflänzchen auf kleinere Stücke des Badeschwamms übertrug, die mit einer verdünnten Bouillon- oder Pflaumendekoktlösung getränkt worden waren. Der sorgfältig ausgewaschene und dann sterilisierte Badeschwamm, der, wenn ich nicht irre, von FALCK zuerst zu Kulturen benutzt worden ist, ist ja insofern eine sehr geeignete Unterlage, als seine Substanz kaum als Nährsubstrat in Betracht kommen dürfte und er wegen seiner porösen Beschaffenheit überall der Luft Zutritt gewährt. Auf den Schwammstücken, die sich in sterilen, mit Deckel versehenen Glasschalen befanden, bildete sich nun ein sehr dichtes Geflecht des Pilzes, dessen Fäden knäuelartig verflochten waren und in so großen Mengen oft dicht gedrängt nebeneinander an den Astenden Stachelsporangien gebildet hatten, daß die Oberfläche sich rauh anfühlte und unter dem Mikroskop sich fast lückenlos von den Stacheln dieser Sporangien bedeckt zeigte.

2. Flüssige Nährmedien von verschiedener Konzentration.

Die Versuche wurden in der oben angegebenen Weise ausgeführt, derart also, daß die auf den Früchten von *Crataegus* (Mehlbeeren) wachsenden, unentwickelten Pflänzchen mit den Früchten in die Kulturlösungen übertragen wurden. Die letzteren befanden sich in einer Menge von 150 ccm in kleinen, mit Glasdeckel versehenen Glasschalen. Die Schalen standen in einem dunkeln Schrank,

bei Zimmertemperatur. Die relativ große Menge der jeweilig angewandten Kulturlösung sollte ihrer Erschöpfung möglichst entgegenwirken. Das im Vergleich mit *Saprolegnia*-Arten viel langsamere Wachstum war die Veranlassung, daß die erste Untersuchung der Pflänzchen erst nach 6 Tagen, die zweite 14 Tage später geschah. Mit sterilen Instrumenten wurden hierbei von der Oberfläche der Früchte streckenweise die Pflänzchen abgeschabt oder aber die Früchte ganz herausgenommen; im letzteren mußten diese natürlich nachher entfernt werden.

Im folgenden sind meine Beobachtungen nach 6-tägiger Versuchsdauer und bei einer zweiten Untersuchung etwa 14 Tage später angegeben.

a) Rohrzuckerlösungen.

In einer Lösung von 0,5 und 1 Proz. haben sich nach 6 Tagen an der Oberfläche der Früchte kräftige, sehr reichlich mit einfachen Sporangien fruktifizierende Pflänzchen gebildet. Stachelsporangien waren nicht vorhanden. Ganz ähnlich verhielt sich auch eine Lösung von 2 Proz., ja sogar in einer Lösung von 10 Proz. waren noch in größerer Zahl Sporangien vorhanden. Es traten hier aber Anomalien auf, vor allem in der Sporenentleerung. So sind nur vereinzelte Sporangien entleert, bei anderen ist der Sporangiuminhalt halb hervorgetreten oder im Innern der Sporangien kontrahiert. 14 Tage später waren in den beiden ersten Lösungen zahlreiche unentleerte Hörnersporangien von typischem Bau vorhanden, auch in den Lösungen höherer Konzentration, wenn auch in abnehmender Menge. Hier herrschte noch vegetative Entwicklung vor; die Hyphen waren verlängert, dazu nicht selten geschlängelt, die Sporangien zum Teil anormal gestreckt, die Kulturen sahen nicht normal aus. Bei einem anderen Versuch, den ich mit Lösungen von 0,5, 1,2 und 4 Proz. Rohrzucker anstellte, ließen sich nach 6-tägiger Versuchsdauer kaum wesentliche Unterschiede in der Entwicklung und der Zahl der Sporangien bemerken. Bei einem Kontrollversuch im Leitungswasser ergaben sich ganz ähnliche Resultate.

Ergebnis: Verdünnte Lösungen von Rohrzucker (0,5—4 Proz.) üben keinen beträchtlichen Einfluß auf den Entwicklungsgang des Pilzes unter den angegebenen Bedingungen aus. Derselbe verläuft nicht wesentlich anders als bei solchen Kulturen des Pilzes im Leitungswasser. Höhere Konzentrationen beeinträchtigen wohl die Bildung

der Sporangien, begünstigen aber auch nicht wesentlich das Wachstum der Hyphen; zugleich treten anomale Erscheinungen auf. Nach längerem Verweilen in den Lösungen bilden sich überall Hörnersporangien, während zuerst die einfachen Sporangien ganz wesentlich überwiegen. Rohrzuckerlösungen scheinen daher kein günstiges Nährsubstrat zu sein.

b) Traubenzuckerlösungen.

Nach 6-tägiger Versuchsdauer haben sich in einer Lösung von 0,2 Proz. kräftige Pflänzchen entwickelt, deren Hauptachsen meist mit einem Sporangium abschließen, unter dem meist in größerer Zahl Aeste entspringen, die in auffallend großer Zahl (bis 9) Sporangien tragen. Die Pflanzen fallen durch üppige Entwicklung und verlängerte Hauptachsen auf. Unter zahlreichen Sporangien nur selten eine Stachelform, die entleert sein kann. Ganz ähnlich verhielt sich eine Lösung von 0,5 und 1 Proz. Traubenzucker, nur daß in letzter die Stachelsporangien relativ zahlreicher als die einfachen Sporangien waren. Das Verhalten des Pilzes in Lösungen von höherer Konzentration habe ich nicht untersucht.

Ergebnis: Lösungen von Traubenzucker bis 1 Proz. befördern offenbar das Wachstum, unterdrücken aber nicht die Sporangienbildung.

c) Peptonlösungen.

In einer Lösung von 0,3 Proz. treten nach 6 Tagen zuerst in großer Menge einfache, oft zu mehreren nebeneinander gebildete Sporangien neben wenigen Stachelsporangien auf; nach weiteren 14 Tagen waren erstere nur noch vereinzelt in Bildung, letztere dagegen in großer Zahl, vereinzelt unter diesen auch entleert. Eine Lösung von 0,5 Proz. verhielt sich ganz ähnlich. Eine Lösung von 1 Proz. begünstigt schon das vegetative Wachstum, es werden aber noch einfache Sporangien und später Hörnersporangien an den einzelnen Pflänzchen in wechselnder Zahl gebildet. In einer Lösung von 2 Proz. überwog die Zahl der vegetativ endenden Aeste nach 6 Tagen durchaus. Die Sporangien waren nur vereinzelt entleert und die Zahl der Stachelsporangien etwa so groß wie die der einfachen Sporangien. Die Pflanzen sehen schon nicht ganz normal aus. Denselben Eindruck gewähren die Pflänzchen noch mehr bei der Untersuchung 14 Tage später. Hier haben sich an manchen Aesten an Stelle der Sporangien kurz gestielte kugelige Aussackungen ge-

bildet. Diese Unregelmäßigkeiten waren noch auffallender in Lösungen von höherer Konzentration (4- und 10-proz.) vorhanden. So waren in der Lösung von 10 Proz. oft die Astenden fein rhizoidal verzweigt, wenngleich die Pflanzen im übrigen kräftig entwickelt waren. Bei der ersten Untersuchung nach 6 Tagen waren in der letzt-erwähnten Lösung Sporangien nicht vorhanden, 14 Tage später hatten sich aber Stachelsporangien, wenn auch in geringerer Zahl, eingestellt.

Ergebnis: Uebertrag KLEBS lebhaft wachsendes Mycel von *Saprolegnia mixta* in Peptonlösungen von 1—0,05 Proz., blieb das Mycel völlig steril; nur in der letzten Lösung stellten sich nach längerer Dauer vereinzelt Oogonanlagen ein. Erst Lösungen von 0,005 Proz. Pepton riefen Sporangienbildung hervor. Hier ist diese noch in Lösungen fast bis zu 1 Proz. lebhaft. Höhere Konzentrationen wirken der Sporangienbildung entgegen, hemmen fast ganz den Sporenaustritt und rufen anomale Erscheinungen hervor. Die Entstehung der Stachelsporangien wird durch höhere Konzentrationen relativ begünstigt; besonders bei längerer Dauer des Versuchs.

d) Bouillonlösungen.

Leider habe ich die Bestimmung der Konzentration der ursprünglichen von mir benutzten und den folgenden Versuchen zugrunde gelegten Bouillonlösung versäumt; diese wurde in verschiedenem Maße mit Wasser verdünnt. Ich muß mich daher auf allgemeine Angaben bezüglich der Konzentration der angewandten Lösung beschränken.

In verdünnten Lösungen kommt es zur Bildung zahlreicher Sporangien, unter denen sich nach 6-tägiger Versuchsdauer auch vereinzelt Stachelsporangien befanden. Um diese Zeit enden in konzentrierten Lösungen viele Aeste noch rein vegetativ, andere mit Sporangien. Bei noch höheren, also großen Konzentrationen war eine sehr üppige, aber meist rein vegetative Entwicklung der Pflänzchen an der Oberfläche der Früchte eingetreten, so daß diese wie bei einem von einer *Saprolegnia*-Art umwachsenen Insekt von den nach allen Seiten ausstrahlenden Fäden des Pilzes umgeben waren. Die Pflänzchen sahen kräftig und wohlgenährt aus. Auch in der letzterwähnten Lösung fehlten die Sporangien nicht; sie enthielt nur die Stachelform. Bei der Untersuchung derselben Kultur 14 Tage später waren in den verdünnteren Lösungen zahlreiche

Stachelsporangien vorhanden neben wenigen noch nicht entleerten einfachen Sporangien; in den konzentrierten Lösungen enden viele Aeste noch vegetativ, die in größerer Zahl vorhandenen Stachelsporangien sind zum Teil auffallend groß.

In allen Gefäßen haben sich aus den Sporen kleine Keimpflänzchen entwickelt, die in Form eines dünnfädigen Mycel am Boden der Gefäße lagern. Diese Pflänzchen besaßen in den verdünnteren Lösungen eine meist verlängerte Hauptachse, die sich an ihrem unteren Ende in ein fein verzweigtes Geflecht von Rhizoiden auflöste, während apikal ein oder mehrere Sporangien mit Stacheln oder mit glatten Wandungen aufgetreten waren (Taf. I, Fig. 3, 4).

In den konzentrierteren Lösungen waren die Hauptachsen der Pflänzchen wesentlich kräftiger, ihre apikalen Enden mit Aesten versehen, die vegetativ enden konnten.

Ergebnis: Aus der kräftigen Entwicklung der Pflanzen ergibt sich, daß Bouillonlösungen ein günstiges Nährsubstrat für den Pilz sind. Dennoch werden selbst bei höheren Konzentrationen Sporangien gebildet. Auch hier zeigt sich, daß höhere Konzentrationen die Bildung der Stachelsporangien begünstigen. Diese Ergebnisse verdienen deswegen ein gewisses Interesse, weil *Araiospora spinosa* nur auf pflanzlichen Substraten beobachtet wurde, und meine Versuche, den Pilz auf sterile tierische Objekte, wie Ameiseneier und Fliegen zu übertragen, mißlangen.

γ) Kulturergebnisse.

Fassen wir die Ergebnisse aus den vorstehenden Versuchen zusammen, so ergibt sich zunächst, daß im Vergleich mit dem Verhalten von *Saprolegnia mixta* nach den Untersuchungen von KLEBS wesentlich höhere Konzentrationen der angewandten Lösungen (Rohrzucker, Traubenzucker, Pepton, Bouillon) notwendig sind, um die Entwicklung des Pilzes wesentlich zu beeinflussen. Denn bei allen hier angewandten geringeren, im Vergleich mit den Versuchen von KLEBS aber hohen Konzentrationen entwickeln sich die auf der Oberfläche der Früchte wachsenden Pflänzchen nicht wesentlich anders als bei Kultur auf diesen Früchten im Leitungswasser. Zuerst werden in reicher Menge einfache Sporangien gebildet, während die Stachelsporangien an Zahl ganz zurücktreten; später aber überwiegen

diese durchaus. Bei höheren Konzentrationen wird das vegetative Wachstum mehr oder weniger begünstigt, zugleich stellen sich aber nicht selten anomale Bildungen ein. Die Entstehung der einfachen Sporangien ist an diesen verhältnismäßig viel geringer als die der Stachelsporangien. Bei Kulturen in Nährgelatine treten letztere allein auf; sie bilden sich hier sogar auch an den in die Tiefe ragenden Hyphen. Die Sonderung des Thallus in eine Basalzelle und die apikal von ihr ausstrahlenden Hyphen wie basal sich entwickelnden Rhizoiden unterbleibt auch dann nicht, wenn die Entwicklung bei reichlicher Ernährung aus den Sporen geschieht. Das beweisen die aus Sporen sich entwickelnden Pflänzchen in Bouillon-, aber auch in Bierwürzelösungen.

Im Vergleich mit Saprolegniaceen wird der Entwicklungsgang des Pilzes daher viel weniger von der chemischen Beschaffenheit des Mediums beeinflusst. Er erscheint hier viel starrer als dort. Auch diese Versuche bestätigen daher, wie die von KAUFFMANN (1908, S. 361), daß andere Arten als die von KLEBS (1898) benutzte *Saprolegnia mixta* ihrem spezifischen Charakter gemäße Abweichungen in ihrem Verhalten gegenüber stofflichen Einflüssen erkennen lassen.

III. Die Gattung *Rhipidium* Cornu.

Bull. Soc. bot. France, 1871, T. 18, p. 53, und Ann. d. Sc. nat., Sér. 5, T. 15, p. 15.

Die Gattung *Rhipidium* ist von CORNU aufgestellt worden; seine kurzen, ohne Abbildung erschienenen Angaben sind aber später von ihm nicht ergänzt worden. Lediglich bei VAN TIEGHEM, *Traité de Botanique*, p. 1024, findet sich eine Abbildung, die von SCHRÖTER und FISCHER in ihren Bearbeitungen der Phycomyceten (ENGLER-PRANTL, *Natürl. Pflanzenfamilien*, 1897, Teil I, Abt. 1, S. 103, und RABENHORST, *Kryptogamenflora*, Bd. 1, 1892, S. 375) übernommen sind. Auch die dort vorliegende Beschreibung stützt sich lediglich auf die Angaben von CORNU.

Eine gründliche Kenntnis der Gattung lieferte erst THAXTER (1896). THAXTER unterwirft hier zunächst die vier von CORNU aufgestellten Arten einer kritischen Durchsicht. In *Rhipidium spinosum* erkennt er eine ihm freilich unbekannt gebliebene Art der von ihm aufgestellten, durch zwei Sporangienformen ausgezeichneten

Gattung *Araiospora* wieder, die vorher als *Araiospora spinosa* beschrieben worden ist, in *Rh. elongatum* dagegen eine *Sapromyces*-Art. So blieben nur die beiden letzten Arten der Gattung erhalten, nämlich *Rhipidium continuum* und *interruptum*. Es mag aber hier schon gleich bemerkt werden, daß auch sie kaum als selbständige Arten angesehen werden können. Wenn nun auch THAXTER nicht diese beiden, also wirklich zu *Rhipidium* gehörigen, Formen wieder auffand, so beschrieb er doch eine neue hierher gehörige Art, *Rh. americanum*.

Auf einer in der Umgebung von Breslau unternommenen Exkursion fanden sich nun in einem sumpfigen Teich an untergetauchten Eschenzweigen zahlreiche Pflänzchen einer *Rhipidium*-Art. Dieser Fund gab die Veranlassung zu näherer Untersuchung über die Verbreitung der interessanten Gattung und der Kultur ihrer Arten, die ich zuerst im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Breslau begann und weiterhin in Hamburg fortsetzte.

Wie schon vorher in der Einleitung hervorgehoben, gehört *Rhipidium europaeum* zu den allgemein verbreiteten Pilzen unserer Gewässer. Diese Art gehört hier vor allem zu jener sich auf untergetauchten faulenden Früchten einstellenden charakteristischen Pilzvegetation, läßt sich aber auch an anderen untergetauchten faulenden pflanzlichen Gegenständen, wie Zweigen, vor allem der Esche, Knollen, den Rhizomen der Seerose usw. auffinden. Bei Hamburg ließ sich die Gattung eigentlich überall, wie auch schon vorher erwähnt, in kleineren und größeren Gewässern aller Art nachweisen, außer in einigen Moorstichen. In größter Menge tritt sie alljährlich in den durch reichen Obstbau und Wasserreichtum ausgezeichneten „alten Landen“ auf; hier bedeckt *Rh. europaeum* die dort in die Gräben hineingefallenen Früchte, vor allem Äpfel, vom Herbst bis in den Winter in Form dichtgedrängter weißlicher Pusteln. Da, wo sich diese Art an den den Gewässern entnommenen Vegetabilien nicht auffinden ließ, war sie doch durch ausgelegte Früchte überall nachweisbar. Auch habe ich sie im Großherzogtum Oldenburg an zahlreichen Orten auf diese Weise festgestellt, so daß an dem allgemeinen Vorkommen wenigstens dieser Form in Deutschland, wenn nicht auch in anderen Teilen Europas, kaum gezweifelt werden kann, zumal sie ja auch in Dänemark von PETERSEN (1910) und in Frankreich von CORNU gefunden wurde.

Neben den von CORNU entdeckten beiden Formen kommt aber auch *Rhipidium americanum* in Deutschland, wenn auch seltener scheinbar, vor. Endlich gelang es mir, mit Hilfe ausgelegter Früchte eine morphologisch sehr bemerkenswerte neue Art, *Rhipidium Thaxteri*, an einigen Stellen in der Umgebung Hamburgs aufzufinden. Sie wie die beiden von CORNU entdeckten, aber nur unvollständig bekannten Formen sollen nun im folgenden näher beschrieben werden.

a) ***Rhipidium europaeum* (CORNU) v. MINDEN,**

Rh. continuum und interruptum CORNU, An. Sc. nat., Sér. 15, T. 15, 1872, No. 15. — VAN TIEGHEM, Traité de Bôt., S. 1024, Fig. 617. — Kurze vorläufige Diagnose auch in LINDAU, Krypt.-Flora der Mark Brandenburg, Bd. 5; v. MINDEN, Saprolegniineae, S. 507, nebst Fig. 9 (S. 590).

α) Beschreibung.

Das auffälligste Merkmal dieser Art wie der Gattung überhaupt ist die oft riesig entwickelte Hauptachse, die in sehr mannigfacher Weise ausgebildet sein kann. Nicht selten stellt sie eine breite, der Oberfläche des Substrats sich anschmiegende, in der Mitte auf der Unterseite mit einem meist kürzeren, oft breit-zylindrischen Stiel versehene, bis 800 μ breite Scheibe dar, mit meist unregelmäßig eingeschnittenem oder gelapptem Rande. Bei regelmäßigerem Bau der Scheibe können sternartige Bildungen entstehen, die an Desmidiaceenzellen erinnern; meist sind aber die Lappen ganz unregelmäßig buchtig. Häufiger ist aber die Hauptachse als ein mehr oder weniger breit-zylindrischer längerer Schlauch von zuweilen wechselndem Querschnitt ausgebildet, der einfach bleiben kann, aber sich auch terminal oft in mehrere Aeste verzweigt, die sich nach der Spitze zu nicht selten unregelmäßig erweitern und dann hier wie auch an tiefer gelegenen unregelmäßigen Vorsprüngen die fertilen Hyphen tragen. Endlich können auch blasig-kugelige oder kohlrabikopffartige Formen entstehen. Die Wandung ist unregelmäßig verdickt, immer aber kräftig; mit Jod-Schwefelsäure färbt sie sich leuchtend blau, so daß Cellulose vorliegt. An älteren Pflänzchen, besonders bei Aufenthalt in stark faulendem Wasser, kann die Verdickung der Membran einen so hohen Grad erreichen, daß das Lumen der Basalzelle spaltenförmig verengt erscheint. Man darf wohl annehmen, daß die Hauptachse die Art unter ungünstigen Verhältnissen zu erhalten vermag. Im Innern befinden sich körnige bräun-

liche Substanzen in reichlicher Menge; an der Basis entspringt ein reich entwickeltes Geflecht zahlreicher verzweigter Rhizoiden, die das Substrat nach allen Richtungen durchziehen und die Pflänzchen so fest in ihm verankern, daß es eines merklichen Zuges bedarf, wenn man sie aus diesem herausreißen will.



Fig. 3. *Rhipidium europaeum*. Ganzes Pflänzchen mit Sporangien.

In seltenen Fällen können die Fortpflanzungsorgane der Hauptachse direkt aufsitzen; meist entspringen von ihr dünne zylindrische Hyphen, die sie erst tragen. Diese bedecken hierbei nicht die ganze Oberfläche, sondern sitzen bei scheibig ausgebildeter Hauptachse meist ihrem Rande oder aber vorspringenden Auswüchsen derselben auf. Die Länge der Hyphen ist sehr variabel. Wenn auf sie auch zuweilen deutlich äußere Einflüsse von Bedeutung sind, so ist es doch auffällig, unter denselben Verhältnissen neben Pflänzchen mit sehr lang gestielten Sporangien andere zu finden, an denen diese von

einem sehr kurzen, fast kugeligen Segment getragen werden oder ganz ungestielt sind. In letzterem Falle ist dann die Hauptachse fast immer scheibig entwickelt. Diese Pflänzchen, die auch die Abbildungen wiedergeben, erwecken den Eindruck einer besonderen Art, wogegen aber der Umstand spricht, daß sie durch Uebergänge mit der langstieligen Form verbunden sind. Auch THAXTER sind dieselben Formen bei *Rhipidium americanum* aufgefallen, wie alle *Rhipidium*-Arten überhaupt in der Ausbildung des Thallus sehr übereinstimmen.

CORNU hat, wie schon erwähnt, zwei Arten unterschieden auf Grund der fehlenden und der vorhandenen Segmentierung der Hyphen. Nach meinen Beobachtungen kann aber auf das Vorhandensein oder Fehlen von Strikturen im Hyphenverlauf kein größeres Gewicht gelegt werden. So beobachtete ich Formen mit im übrigen ganz übereinstimmenden Merkmalen, bei denen nur segmentierte Hyphen auftraten neben anderen, bei denen Strikturen im Fadenverlauf ganz fehlten oder aber Hyphen beiderlei Ausbildung zusammen vorhanden waren.

Ferner treten bei der Form mit einfachen Hyphen bei Kultur in Peptonlösungen an den meisten Fäden in mehr oder minder regelmäßigen Abständen Strikturen auf. Da nun auch nach CORNU beide Formen einander sonst ganz ähnlich sind und hiernach die Segmentierung von äußeren Einflüssen abhängig erschien, so glaubte ich, daß sich diese beiden Formen nicht mehr als selbständige Arten nebeneinander aufrecht erhalten ließen. Ich habe daher beide unter einem gemeinsamen Namen zusammengefaßt und schlage vor, sie als *Rh. europaeum* zu bezeichnen, in Hinsicht auf die Tatsache, daß



Fig. 4. *Rhipidium europaeum* var. *interruptum*. Zweig mit Sporangien.

diese Formen bisher nur in Europa beobachtet wurden und THAXTER die bisher von ihm in Amerika allein beobachtete Art *Rh. americanum* bezeichnet hat. Erwähnt muß aber werden, daß ich in neuester Zeit, im Frühling dieses Jahres an untergetauchten, zur Befestigung der Ufer des auf dem Stadtparkterrain angelegten Teiches angewandten Kiefernzweigen nur die segmentierte Form auffand.

Ich bin nun doch zweifelhaft geworden, ob das unterscheidende Merkmal beider Formen nicht doch eine gewisse Konstanz besitzt, und möchte daher vorschlagen, die segmentierte Form vorläufig als Varietät aufzufassen und sie als *Rh. europaeum* var. *interruptum* CORNU zu bezeichnen.

Die Länge der etwa 7—12 μ breiten Glieder bei segmentierten Hyphen schwankt sehr; so können die Segmente so verkürzt sein, daß die Hyphen rosenkranzförmig gegliedert sind.

Die Sporangien werden stets terminal angelegt; indem aber weiterhin unter der stets vorhandenen Striktur aus der Traghyphe ein neuer Ast hervorwächst, der, sich bogig aufwärts krümmend, wieder terminal mit einem Sporangium abschließt — ein Vorgang der sich mehrfach wiederholen kann — entstehen sympodial gegliederte Sporangienstände. Hinsichtlich der Form sind die Sporangien meist eiförmig-ellipsoidisch; sie können aber auch kugelig oder auch ausnahmsweise fast zylindrisch sein; zuweilen sind sie auch ein wenig oberhalb ihrer Basis ringförmig eingeschnürt; sie sind etwa 50—65 μ lang und an der breitesten Stelle 30—40 μ breit (Taf. II, Fig. 12 a).

Fig. 5. *Rhipidium europaeum*. Zweig mit beiden Sporangienformen.



Die Membran ist glatt, deutlich doppelt konturiert und ziemlich kräftig. Daneben finden sich andere Sporangien von meist sehr regelmäßig breit-eiförmiger oder fast kugeligter Gestalt mit — abgesehen am Scheitel — auffallend kräftiger Membran, die im Gegensatz zu den Sporangien der ersten Art nach der Sporenentleerung nicht kollabieren (Textfigur 5, oberstes Sporangium). Beide Sporangienformen sind aber durch Uebergänge miteinander verbunden.

Die letzterwähnte Form tritt vor allem an alternden Pflänzchen oder niederen Temperaturen, also unter ungünstigen Ernährungsbedingungen, auf. Sie erscheinen also wie die Stachelsporangien der Gattung *Araiospora* als Hemmungsbildungen und können als erste Stufe der Ausbildung einer zweiten morphologisch unterschiedenen Sporangienform betrachtet werden. THAXTER hat diese Sporangien bei *R. americanum* nicht beschrieben, sie aber vielleicht nur übersehen, da sie auch hier nicht immer deutlich in die Erscheinung treten. Da sie sich an absterbenden Pflanzen mit ihrer Struktur loslösen und lange Zeit keinen Zerfall ihres Plasma-inhalts zeigen, sind sie wahrscheinlich für die Erhaltung der Art unter ungünstigen Verhältnissen von Bedeutung.

Die Entwicklung der Sporangien erfolgt ähnlich wie bei *Araiospora* derart, daß aus dem oberen Ende der Traghyphen, wenn auch etwas seitlich verschoben, ein kurzes zartes Fädchen hervorstößt, das später zur Strikture des Sporangiums wird, während dieses aus einer terminal auftretenden knopfigen Anschwellung des Fädchens hervorgeht. Anfänglich erfüllt das Plasma ziemlich gleichmäßig das jugendliche Sporangium; später sammelt es sich an der Wandung an um einen zentral gelegenen Zellsaßraum. Die Schwärmer werden demnach wie bei den Saprolegniaceen wandständig gebildet; sie sind kurz vor dem Austritt in ihren Umrissen sichtbar und liegen so dicht nebeneinander, daß sie sich polygonal abplatten. Der basale Abschluß des Sporangiums von der Traghypha durch Ausfüllung des die Strikture durchziehenden engen Kanals erfolgt erst ziemlich spät.

Die Schwärmer sind nierenförmig, mit zwei in einer Einbuchtung befestigten zarten Cilien und einem sehr charakteristischen grobkörnigen Plasma; ihre Bewegung ist gleichmäßig. Kurz vor ihrer Entleerung sammelt sich an dem dann schwach beulig vorgewölbten Scheitel des Sporangiums eine weißlich glänzende Substanz an, die durch Quellung der inneren Schicht der Sporangienwandung entsteht und sich so weit vergrößern kann, daß sie als ein nach innen vorspringender stumpflicher Zapfen erscheint; zugleich weichen die Sporen überall ein wenig von der kutikularen Außenschicht des Sporangiums zurück, indem auch hier die Innenschicht zu quellen scheint. Im Augenblick der Entleerung wird die äußere kutikulare Haut am Scheitel des Sporangiums meist in Form eines kleinen

Deckels losgetrennt, die hier angesammelte Quellmasse wölbt sich halbkugelig vor, tritt darauf langsam hervor und streckt sich immer rascher zu einem dünnwandigen Schlauch, der an seinem Scheitel den dann losgetrennten Deckel tragen kann, wenn dieser nicht, zurückgeklappt, an der Entleerungsöffnung sitzengeblieben ist (Taf. II, Fig. 12 b). Die Länge dieses Schlauches ist wechselnd; er kann mehr als doppelt so lang wie das Sporangium werden; in anderen Fällen aber zerreißt er kurz nach seinem Vortreten aus der Entleerungsöffnung, so daß die Schwärmer direkt aus dieser ins Freie treten, während sie sich sonst zuerst in dem Schlauch ansammeln, in wechselnder Zahl, und erst nach dem Zerreißen der Schlauchwandung frei werden.



Fig. 6. *Rhipidium europaeum*. Zwergpflanze aus Leitungswasser.

Die Schwärmer kommen nach einiger Zeit zur Ruhe, runden sich ab, umgeben sich mit einer Membran und keimen. Hierbei treibt die Spore einen feinen, in das Nährsubstrat eindringenden, sich bald verzweigenden Faden, während sie sich selbst, wie aber scheinbar auch angrenzende Teile des Keimfadens, zu der Hauptachse erweitert. Die Abbildungen zeigen einige solcher Keimpflanzen (Taf. II, Fig. 13—14). Die Textfigur 6 läßt ein ganz unentwickeltes, in Leitungswasser gewachsenes Zwergpflänzchen erkennen, das ein Sporangium gebildet hat. Die Textfiguren 7—9 und die Fig. 15, Taf. II stellen andere Pflänzchen von der Oberfläche einer Frucht dar; sie zeigen, daß sich die fertilen Hyphen erst ziemlich spät bilden, wenigstens im Vergleich mit der Entwicklung der Hauptachse und der Rhizoiden.

Die Keimung der Sporen erfolgt bereits auf dem Objektträger, sehr reichlich bei Zusatz kleiner Mengen Traubenzucker oder anderer Nährsubstrate. An der Oberfläche der Früchte finden sich die Keimpflänzchen an einzelnen Stellen oft massenhaft gehäuft, wozu offenbar die hier in größerer Menge diffundierenden Nährstoffe den Anlaß geben (Textfigur 7).

Durch Kulturversuche ist es mir nicht gelungen, die Bedingungen für die Entstehung der Geschlechtsorgane festzustellen. An der Oberfläche der Früchte unter häufiger Erneuerung des Wassers bilden sich nur ungeschlechtlich erzeugte Sporangien. In meinen Reinkulturen in verschiedenen Nährlösungen, über die später berichtet werden soll, traten ebenso nur diese auf. Dagegen findet man die Geschlechtsorgane eigentlich ziemlich häufig bei starker Fäulnis und Zersetzung der von den Pflänzchen bewohnten Substrate. Es mag aber hervorgehoben

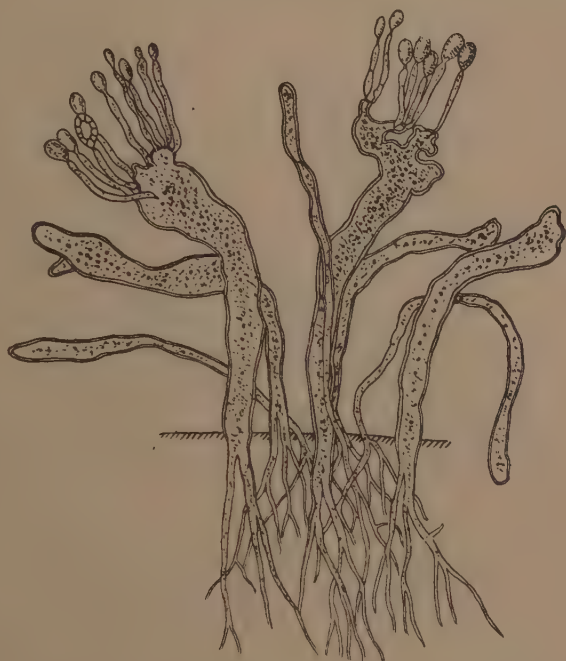


Fig. 7. *Rhipidium europaeum*. Jugendliche Pflänzchen von der Oberfläche einer Frucht.

werden, daß sich in solchen Fällen an denselben Pflänzchen nicht selten auch Sporangien fanden, die normal Schwärmsporen entließen. Auch besaßen scheinbar unter denselben Umständen einige Exemplare lediglich Sporangien, während andere neben jenen wachsend, ausschließlich oder doch ganz überwiegend in geschlechtlicher Fortpflanzung begriffen waren.

Die Oogonien entstehen wie die Sporangien terminal oberhalb einer Striktur; es kommt auch hier in derselben Weise wie bei jenen zur Bildung sympodial gegliederter Oogonstände. Ihrer Gestalt nach

sind sie genau kugelig, mit glatter kräftiger Membran, die sich wie auch die Strikturen bei Zusatz von Chlor-Zink-Jod oder Jod-Schwefelsäure rotbraun färbt (Taf. II, Fig. 16—20). Die Antheridien sind kleine kugelige oder keulenförmige Zellen, die terminal durch einen Cellulinfropfen an Nebenästen abgeschnürt werden. Die letzteren entspringen gewöhnlich an den die Fortpflanzungsorgane, Sporangien und Oogonien, tragenden Hyphen kurz unterhalb jener; seltener nehmen diese Hyphen terminal direkt den Charakter von Nebenästen an. Sie sind lange, dünne, sich hin und her schlängelnde Schläuche, die sich dann



Fig. 8.

Fig. 8. *Rhipidium europaeum*. Junge Pflanze.

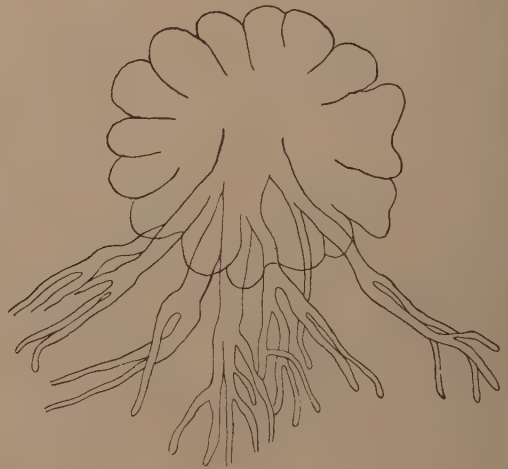


Fig. 9.

Fig. 9. *Rhipidium europaeum*. Junge Pflanze mit scheibiger Hauptachse.

und wann verzweigen und meist quer den Rasen nach allen Richtungen durchwachsen und oft zu benachbarten Pflänzchen hinüberwandern, so daß die Befruchtung meist dikliner Natur ist. Sehr selten tritt, wie bei *Rh. americanum*, der Fall ein, daß der unter einem Oogon hervorstehende Nebenast sich direkt diesem zuwendet und ein Antheridium bildet (Taf. II, Fig. 19). Derselbe Nebenast kann infolge seiner Verzweigung mehrere Oogonien mit Antheridien versehen; gewöhnlich besitzt jedes Oogon nur ein Antheridium, sehr selten 2 oder sogar 3. Es fällt auf, daß das Antheridium immer an der Basis des Oogons mit diesem verwächst dicht oberhalb der Striktur. Daß die Abbildung CORNUS in VAN TIEGHEM, *Traité de Botanique*, die Verwachsungsstelle nahe dem Scheitel zeigt, ist sicher irrtümlich.

Auch bei anderen Pilzen ist die Oogonbasis als Kopulationsstelle bevorzugt. Als Ursache dieser Erscheinung darf vielleicht angenommen werden, daß die Oogonmembran an dieser Stelle besonders dünn ist und daher chemotaktisch wirksame Stoffe in höherem Maße durchläßt, wenn solche als Ursachen der Wachstumsrichtung der Nebenäste überhaupt in Frage kommen. Solche leicht durchlässige Stellen oder Tüpfel ließen sich freilich durch Färbungsversuche nicht nachweisen; auffällig war aber, daß bei Zusatz von Quellungsmitteln der Oogoninhalt sehr selten durch die Striktur in die Traghyphę,

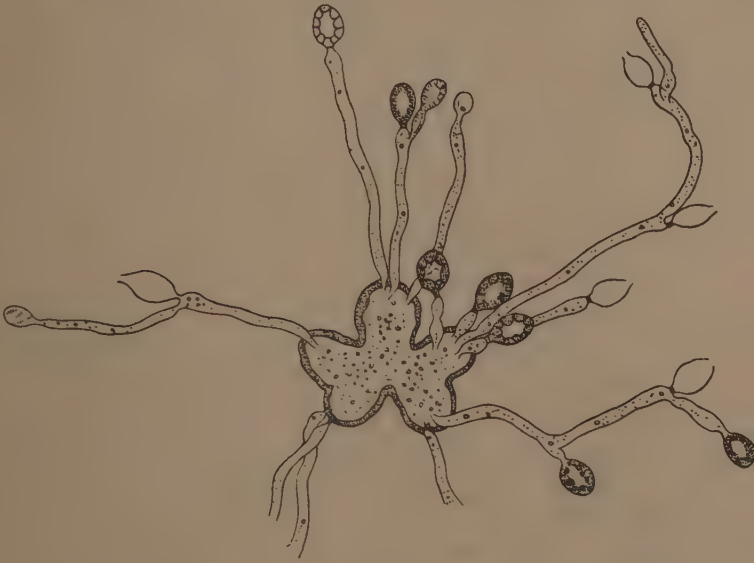


Fig. 10. *Rhipidium europaeum*. Pflänzchen von oben gesehen.

vielmehr meist an einer nahe der Basis des Oogons befindlichen Stelle hervorgepreßt wurde. Die Bevorzugung gerade der Basis aber für den Verwachsungsprozeß zwischen dem Oogon und Antheridium ließe sich vielleicht phylogenetisch erklären durch Abstammung etwa von einer *Rh. americanum* ähnlichen Form, oder besser wohl dieser Art selbst. Denn hier wendet sich der winzige, unmittelbar unter dem Oogon entspringende Nebenast direkt diesem zu, so daß er dessen Basis berühren und mit ihr das terminal an ihm gebildete Antheridium verwachsen muß. Es kann nun angenommen werden, daß hier die Oogonwandung allmählich eine besondere Beschaffenheit annahm, die weiterhin erblich fixiert wurde. Die Antheridien senden stets einen schnabelartigen Befruchtungs-

schlauch in das Oogon, durch den dem Anschein nach ein Substanzübertritt stattfindet.

Vor der Befruchtung sind die Oogonien mit zahlreichen glänzenden Tröpfchen gefüllt, die sich beim Zerquetschen der Oogonien in kurzer Zeit in dem umgebenden Wasser lösen (Taf. II, Fig. 16, 17). In verdünnter Kalilauge findet starke Quellung des Inhalts statt, oft unter Sprengung der Oogonwandung; bei Zusatz von verdünnter Jod-Jodkali-lösung lösen sich die Tröpfchen nach einiger Zeit; wird dann Schwefelsäure (1 : 1) hinzugefügt, so färbt sich der Oogoninhalt, also im wesentlichen die Lösungssubstanz der erwähnten Tröpfchen dunkelbraunrot. Nach Lösung dieser Tröpfchen fällt ferner im Oogoninnern ein feinmaschiges Netzwerk auf, das sich bei Jod-Jodkalizusatz gelblich färbt und offenbar aus Eiweißstoffen besteht. Von der Fläche gesehen, ist dann eine oft sehr regelmäßige polygonale Felderung erkennbar, die im optischen Längsschnitt auch im Innern eben in Form des vorhin erwähnten Netzwerks sichtbar wird (Textfigur 11). Wir dürfen wohl annehmen, daß diesen Feldern wirkliche Kammern, also Vakuolen

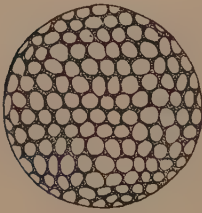


Fig. 11.

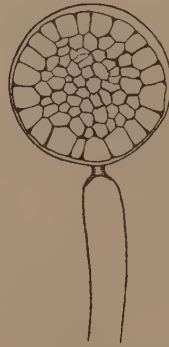


Fig. 12.

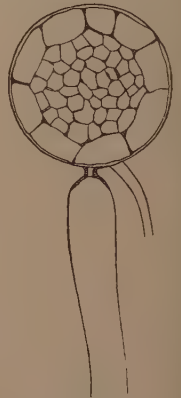


Fig. 13.

Fig. 11. *Rhipidium europaeum*. — Struktur der peripherischen Plasmaschicht in unbefruchteten Oogonien.

Fig. 12. *Rhipidium europaeum*. — Plasmastruktur in Oogonien während der Befruchtung im optischen Längsschnitt.

Fig. 13. *Rhipidium europaeum*. — Plasmastruktur; älteres Stadium.

entsprechen, die in sich die vorhin erwähnten Tröpfchen enthalten. Bald nach dem Verschmelzen des Antheridiums mit dem Oogon erscheinen die peripherisch in einer Hohlkugel gelegenen Vakuolen bedeutend größer als die zentralen; wir können dann deutlich ein äußerst feines, zusammenhängendes Häutchen unterscheiden, das der Oogonwandung dicht anliegt und durch feine radiale Querwände mit einem zweiten,

tiefer liegenden konzentrischen und an den Ansatzstellen der Querwände winklig vorspringenden Häutchen verbunden ist und als Oosphärenmembran anzusehen ist. So erscheint dann der zentral liegende, ebenfalls netzig ausgebildete Plasmakörper von einer peripherischen Hülle von Zellen umgeben (Textfigur 12). Das äußere Häutchen zieht sich bei Einwirkung der Reagentien oft ein wenig von der Oogonwandung zurück und ist dann besonders gut erkennbar. Die radial gerichteten plasmatischen Querwände werden weiterhin an Zahl geringer und schwinden schließlich mit dem äußeren Häutchen gänzlich, wobei die Tröpfchen zu größeren, hyalin glänzenden Massen zusammenfließen (Textfigur 13). Aber schon während dieser Vorgänge tritt die Membran der reifenden Oospore immer deutlicher in die Erscheinung. Sie erscheint zuerst an der Außenseite des inneren Plasmahäutchens, dessen Konturen sie genau folgt, mit seinen Vorsprüngen und den zwischen ihnen liegenden muldenförmigen Vertiefungen, die ja auch für die reifen Oosporen charakteristisch sind. Das Material für die sich immer mehr verdickende Oosporenmembran liefern augenscheinlich die oben erwähnten, hauptsächlich peripherisch liegenden, hyalin glänzenden Substanzen, da diese mit der Erstarkung der Membran immer mehr verschwinden. Daß auch die von dem inneren Plasmahäutchen umgebenen Stoffe hierzu beitragen, erscheint deswegen wahrscheinlich, als das Lumen der reifen Oospore wesentlich kleiner als der ursprünglich von dem inneren Häutchen umgebene Raum ist. Bei dem Reifen der Oospore tritt zugleich eine oft beträchtliche Kontraktion ein, da sich zwischen ihr und der Oogonwandung später meist ein beträchtlicher Zwischenraum findet. Bemerkenswert ist die Uebereinstimmung zwischen den reifen Oosporen von *Araiospora* und den früheren Entwicklungsstufen der Oosporen dieser Gattung. THAXTER, dem in *Araiospora pulchra* reiches Untersuchungsmaterial zur Verfügung stand, sagt, daß die kugeligen Oosporen dieser Art von einer einzigen Lage mehr oder weniger hexagonaler „Zellen“ umgeben werden, die vom Periplasma abstammen. Ganz offenbar finden hier bei beiden Gattungen dieselben Vorgänge statt, nur mit dem Unterschied, daß die außerhalb der Oosphäre auftretende Vakuolenschicht bei *Rhipidium* frühzeitig verschwindet, während sie bei *Araiospora* erhalten bleibt, wobei allerdings wohl anzunehmen ist, daß bei letzterer an den reifen Oosporen das Material der Vakuolenwände nicht mehr aus Plasma besteht,

sondern entsprechend der Ausfüllung der Vakuolen mit Membransubstanz auch durch solche, wenn auch wohl in etwas abweichender Beschaffenheit, ersetzt ist. Bilder, wie die Fig. 25 auf Tafel XXIII der Arbeit von THAXTER und meine Zeichnungen jüngerer Entwicklungsstufen zeigen die auffällige Uebereinstimmung.

Die Oosporen liegen im Oogon stets einzeln; ihre Membran ist auffallend dick, bis 15 μ , und oberflächlich infolge ihrer Bildungsweise durch vorspringende Leisten in sehr charakteristischer Weise mit in der Mitte meist muldenförmig vertieften, ziemlich regelmäßigen, etwa 5—6-eckigen, an den Ecken vorspringenden Feldern versehen; die dadurch sternförmigen Oosporen können mit anderen ähnlichen Bildungen kaum verwechselt werden. Leider ist es auch mir nicht gelungen, sie zur Keimung zu bringen.

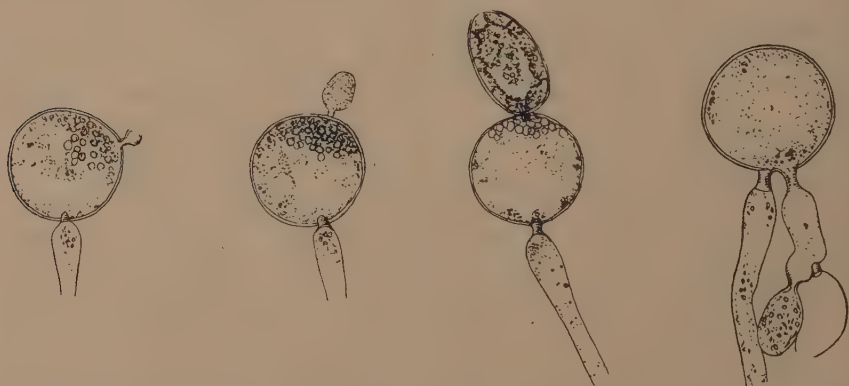


Fig. 14. *Rhipidium europaeum*. — Keimung unbefruchteter Oogonien; hierbei Bildung von Sporangien. Verschiedene Entwicklungsstufen.

Werden die Oogonien an der Befruchtung verhindert, so bei längerem Verweilen der Pflänzchen auf dem Objektträger zwischen diesem und dem Deckgläschen, so wachsen sie zu Sporangien aus (Textfiguren 14). Hierbei bildet sich an beliebiger Stelle eine dünnfädige Vorstülpung, die selbst zur Strikture wird, während ihr Ende anschwillt und entweder direkt zum Sporangium wird oder erst zu einer Hyphe auswächst, die nun terminal dieses bildet. Da sich das Oogon hierbei entleert, liefert sein Inhalt offenbar das Material für diese Neubildungen.

β) Reinkultur von *Rhipidium europaeum* und Kultur- ergebnisse.

Die Reinkultur geschah hier ganz in derselben Weise, wie sie oben von *Araiospora spinosa* beschrieben wurde. Durch Ueber-

tragung steriler kleiner Früchte in das von den Sporen durchschwärmte Wasser kleinerer Gefäße ließen sich jene auf die Früchte locken, wo sie bald ein zartes Mycel entwickelten. Gleich nachdem dieses bemerkbar wurde, wurden die Früchte dann, ganz wie bei *Araiospora* angegeben, in die Kulturlösungen übertragen, um deren Wirkung auf die Entwicklung des Pilzes festzustellen. Auch diese Versuche sind nicht vollständig. Es ist mir vor allem nicht gelungen, die Bedingungen der Bildung der Geschlechtsorgane festzustellen. Da sich diese ja an den natürlichen Substraten in reicher Menge bilden, sie jedenfalls dort ungemein häufiger auftreten als bei *Araiospora spinosa* und scheinbar äußere Einflüsse für ihre Entstehung von Bedeutung sind, würden hierauf bezügliche, in größerem Umfang angestellte Versuche sehr wahrscheinlich zu bestimmten Ergebnissen führen.

Von den von mir angestellten Versuchen seien nur folgende Beobachtungen angeführt, die einerseits zeigen können, daß der Pilz in mancher Hinsicht mit *Araiospora spinosa* übereinstimmt, andererseits in morphologischer Hinsicht von einigem Interesse sind.

1) Kultur in Traubenzuckerlösungen von verschiedener Konzentration. — Versuchsdauer 16 Tage.

Konzentration	Bemerkungen
0,2 Proz.	Hauptachsen kräftig, mehr oder weniger scheibig mit eingeschnittenem Rande oder auch verlängert zylindrisch. Zahlreiche Sporangien, aber zum großen Teile nicht entleert. Letztere zumeist dickwandig, leicht mit ihrer Striktur abfallend und einzeln auf dem Objektträger liegend. Hyphen nicht selten geschlängelt.
0,5 Proz.	Wie vorher.
1 Proz.	Ebenso.
2 Proz.	Pflanzen nicht so kräftig entwickelt, sonst kein wesentlicher Unterschied.

2) Kultur in Peptonlösungen von verschiedener Konzentration. — Versuchsdauer 17 Tage.

Konzentration	Bemerkungen
0,2 Proz.	Sehr reichliche Fruktifikation, zahllose entleerte Sporangien, wenige noch in Bildung. Kräftige Basalzellen. Vereinzelte Strikturen an den Hyphen.
0,5 Proz.	Auch hier zahllose entleerte Sporangien. Hyphen öfter segmentiert.
1 Proz.	Sporangien etwas weniger, die Hyphen enden zum Teil noch vegetativ.
2 Proz.	Die Hyphen enden zum größeren Teil noch vegetativ. Sporangien daher nicht zahlreich, zum Teil entleert, zum Teil noch nicht. Hyphen in mehr oder minder regelmäßigen Abständen segmentiert.

Zu dem letzten Versuch, aus dem sich ergibt, daß Peptonlösungen höherer Konzentration die vegetative Entwicklung begünstigen, sei noch bemerkt, daß sich nach kürzerer Versuchsdauer dieser Einfluß auch bei geringeren Konzentrationen deutlich kundgab, während dies bei den Versuchen mit Traubenzuckerlösungen nicht der Fall war, sich hier vielmehr bei Konzentrationen bis zu 2 Proz. überhaupt kein deutlich sichtbarer Einfluß auf Sporangienbildung zeigte, wenigstens nicht unter den angegebenen Bedingungen, bei Wachstum des Pilzes auf Mehlbeeren.

Daß aber Peptonlösungen selbst höherer Konzentration bis 2 Proz. die Entstehung der Sporangien bei längerer Versuchsdauer nicht durchaus hemmen, zeigen die vorstehenden Angaben.

Auch aus dem Auftreten der dickwandigen Sporangienform bei längerer Kultur in Traubenzuckerlösungen, die ich wenigstens bei gleicher Versuchsdauer in den Peptonkulturen nicht bemerkte, ließe sich der größere Nährwert des Peptons vielleicht folgern. — Interessant ist aber vor allem das häufige Auftreten von Strikturen an den in Peptonlösungen gewachsenen Hyphen, die sonst nur selten auftreten. Da, wie schon erwähnt, lediglich an dem Vorhandensein oder dem Fehlen dieser Strikturen im Verlauf der Hyphen CORNU die beiden Arten *continuum* und *interruptum* unterschied, ist in systematischer Hinsicht die hier auftretende Segmentierung nicht ohne Interesse. Ich habe daher diese Versuche wiederholt und mich davon überzeugt, daß Peptonlösungen das Auftreten von Strikturen begünstigen, wenngleich sich hierbei Unterschiede in der Häufigkeit ihres Vorkommens ergeben (siehe aber die frühere Bemerkung).

In Nährgelatine wächst der Pilz nur sehr langsam, langsamer als *Araiospora spinosa*, wenigstens in der mit Bierwürzelösung versetzten Gelatine. Das in dieser gebildete Mycel sieht nicht normal aus; die in die Luft ragenden Fäden bilden hier und da terminal Anschwellungen von der Form der Sporangien. Auf derselben Gelatine, die mit einer Lösung eingedickter Bierwürze versetzt war, wuchs *Saprolegnia* sehr lebhaft.

b) *Rhipidium americanum* THAXTER,

Bot. Gaz., Vol. 21, p. 320.

Diese Art war bisher nur von Amerika durch THAXTER bekannt geworden. Ich habe sie aber sowohl bei Breslau wie bei

Hamburg, wenn auch viel seltener, an Zweigen und ausgelegten Früchten beobachtet. In der Ausbildung des Thallus, der Hauptachse und den Hyphen, wie aber auch in den Sporangien läßt sich diese Art von der vorstehenden wohl kaum unterscheiden. Der wesentliche Unterschied besteht darin, daß hier die Befruchtung streng androgyn ist und die sehr kurzen, meist unverzweigten Nebenäste unmittelbar unter dem Oogon entspringen, mit dem das an ihrem Ende abgeschnürte Antheridium verwächst. Eine von mir häufiger beobachtete Form stellt die Fig. 37 dar.

c) **Rhipidium Thaxteri** V. MINDEN.

Unter den Arten der vorliegenden Gattung ist mir diese bisher am seltensten begegnet. Ich fand sie zuerst in einem sumpfigen reich bewachsenen Graben am Rande eines Erlenbruchs auf der Elbinsel Waltershof bei Hamburg; dann traf ich sie im Bramfelder Teich, ebenfalls bei Hamburg, wieder. In beiden Fällen trat sie auf dort ausgelegten Früchten auf, an ersterem Orte zusammen mit *Blastocladia rostrata* und *Pringsheimii*, an letzterem mit *Rhipidium europaeum*, außerdem aber von anderen Organismen, wie Hefen und Bakterien, begleitet. Die Wuchsart ist ganz dieselbe wie bei den vorstehenden Arten; der Pilz ist aber in allen Teilen größer und stattlicher (Taf. III, Fig. 22). Die Hauptachse ist oft riesig entwickelt; bei scheibiger Ausbildung kann sie einen Querdurchmesser von über 800 μ erreichen. Am Rande ist die Scheibe durch Einschnitte in Lappen zerlegt, die bis zur Ansatzstelle des median befestigten Stieles reichen konnten. In anderen Fällen war die Hauptachse mehr zylindrisch entwickelt mit meist apikal entspringenden, ebenfalls voluminös zylindrischen, oft an ihrem Ende wieder unregelmäßig verzweigten Aesten. Am Ende dieser oder am Rande der Scheibe hier meist an unregelmäßigen kleinen Aussackungen sitzen die fertilen Hyphen. Die Membran der Hauptachse ist verschieden stark, immer aber kräftig, oft sehr dick und dann mehr oder weniger deutlich geschichtet. Die Hyphen beginnen stets mit einer Striktur an ihrer Ursprungsstelle; sie sind etwa 7—11 μ breit und meist ein wenig in ihrem Verlauf geschlängelt, besitzen aber hier nur sehr selten eine Einschnürung. Die Sporangien entstehen terminal, stets einer Einschnürung aufsitzend. Durch Weiterwachsen der Traghyphen unterhalb der primären Sporangien bilden sich wie bei den

anderen Arten sympodial gegliederte Sporangienstände. Dagegen zeigt die Art viel größere Neigung zu büscheliger Häufung der Sporangien, die oft zu 2—5 nebeneinander an dem Ende der Hyphe entspringen. Abweichend ist auch ihre Form (Taf. III, Fig. 23). Hier sind sie nämlich länglich-ellipsoidisch, viel gestreckter als bei den vorstehenden Arten; sie sind etwa 50—55 μ lang und 20—35 μ breit. Die Entleerung zeigt nichts Besonderes; die Zoosporen besitzen dieselbe grobkörnige Beschaffenheit wie vorher.

Großes Interesse beanspruchen aber die Geschlechtsorgane (Taf. III, Fig. 24). Diese werden oft in größter Menge gebildet, und zwar meist nach den Sporangien, die dann, meist entleert und abgestorben, oft noch von den dann im Wasser flutenden Hyphen getragen werden. Der Reichtum der erzeugten Oogonien war nicht selten so groß, daß sie dicht aneinander gedrängt die Hauptachse fast lückenlos bedeckten. Neben solchen Pflänzchen, die Geschlechtsorgane und Sporangien tragen, finden sich andere entweder nur mit ersteren oder auch nur mit letzteren. Ganz abweichend sind vor allem die Oogonien. Sie entstehen terminal an kürzeren, an der Hauptachse entspringenden Fäden, die nach der Spitze zu allmählich an Breite zunehmen und zugleich in auffälliger Weise spiralig gedreht sind. Eine Striktur zeigen diese Fäden nur an der Ursprungsstelle an der Hauptachse, dicht unterhalb der Oogonien, die sich vielmehr in den Tragfäden verschmälern und hier bei ihrer Reife einen ringförmigen Verdickungswulst zeigen, der sich zu einer die Traghyphe durchsetzenden Querwand auszubilden scheint, wenngleich sich das nicht sicher feststellen ließ. Ihrer Gestalt nach sind die Oogonien nur angenähert kugelig, meist breit-birnförmig, am Scheitel breit-abgerundet mit einer mäßig dicken, bei der Reife ein wenig runzeligen Membran. Ihre Breite beträgt etwa 45—57 μ , ihre Länge (ohne Stiel) etwa 57—62 μ . Ebenso abweichend im Vergleich mit den vorstehenden Arten sind auch die Antheridien. Bei jenen waren es kleine, kugelige oder keulige Zellen, die stets an der Basis mit der Oogonwandung verwachsen. Hier sind sie unregelmäßig gestreckt-zylindrisch oder keulig, und etwa 50—70 μ lang und 7—11 μ breit; sie schmiegen sich mit der ganzen Längsseite, oft gekrümmt, dem Oogon an, und zwar an ihrem Scheitel. Die sie tragenden Nebenäste sind dünne, unregelmäßig verzweigte, hin und her geschlängelte Fäden, die den Oogonien untermischt an der Hauptachse entspringen. Jedes Oogon

trägt nur ein Antheridium, das auch hier einen schnabelförmigen Befruchtungsschlauch in jenes sendet.

Wenn also die Geschlechtsorgane in manchen Punkten wesentlich abweichen, so stimmen die Oosporen ganz mit denen der vorstehenden Arten überein. Es sind sehr derbwandige, durch vorspringende Leisten und Spitzen charakteristisch gefelderte sternförmige Zellen, die lose in den Oogonien liegen. Auch die Entwicklungsvorgänge in den Oogonien verlaufen ganz so, wie sie vorher geschildert wurden. Die Abbildung 24, Taf. III zeigt einige charakteristische Stadien dieser Entwicklung, soweit sie an lebenden Präparaten erkennbar sind. Bemerkenswert ist, daß die von den Oogonien auf die Nebenäste ausgeübten, ihre Wachstumsrichtung bestimmenden Reize sehr frühzeitig wirksam werden; auch hier mag auf die Zeichnung verwiesen werden.

Wie aus der vorstehenden Beschreibung hervorgeht, zeigt die vorliegende Art von dem Typus der Gattung, den die vorstehenden Arten wiedergeben, wesentlich abweichende Züge. Interessant ist nun, daß die Gattung *Sapromyces* in den Geschlechtsorganen sowohl wie auch in der Form und Stellung der Sporangien ganz mit dieser Art übereinstimmt. Die bekannteste Art dieser Gattung ist *Sapromyces Reinschii*, die sowohl in Nordamerika wie neuerdings auch mehrfach in Deutschland (siehe v. MINDEN, *Saprolegniineen*, in LINDAU, *Kryptogamenflora der Mark Brandenburg*, S. 591), so auch von mir an einigen Orten der Umgebung Hamburgs gefunden wurde. Es sei mir gestattet, eine Zeichnung dieses Pilzes beizufügen (Taf. VII, Fig. 73). Sie kann die fast völlige Uebereinstimmung in den Geschlechtsorganen wie den Sporangien zeigen. Die Antheridien besitzen dieselbe Form, verwachsen auch hier mit dem Oogonscheitel, dem sie sich mit der ganzen Längsseite anschmiegen. Die Oogonien entstehen in derselben Weise wie bei *Rh. Thaxteri* am Ende besonderer, unverzweigter, wenn auch hier noch kürzerer Fäden, in welche sie sich verschmälern. Auch die Sporangien sind hier gestreckt-ellipsoidisch und büschelig gehäuft. Die Oosporen sind freilich nicht mit denen der *Rhipidium*-Arten zu verwechseln, aber sie zeigen bei genauer Beobachtung doch auch eine gewisse Felderung, so daß auch hier Berührungspunkte vorhanden zu sein scheinen.

Da andererseits die vorliegende Art in der Ausbildung des Thallus wie ja auch der Oosporen ganz mit den typischen *Rhi-*

pidium-Arten übereinstimmt, so stellt sie eine ausgesprochene Mittelform zwischen den beiden Gattungen dar, ein Umstand, der ihr ein erhöhtes Interesse sichert.

d) Diagnose der Gattung und Uebersicht über die bisher bekannten Arten.

Rhipidium Cornu,

Bull. Soc. bot. France, 1871, T. 18, p. 53, u. Ann. Sc. nat., Sér. 5, T. 15, p. 15.

Thallus aus einer oft monströs entwickelten derbwandigen Hauptachse bestehend, die mit zahlreichen, stark verästelten Rhizoiden im Substrat wurzelt, während in ihren oberen Teilen, wenn auch wesentlich an lappigen oder ästigen Vorsprüngen, zahlreiche wenig oder gar nicht verzweigte dünne Hyphen entspringen, die nach kürzerem oder längerem Verlaufe entweder Sporangien oder Geschlechtsorgane tragen. Diese Fäden besitzen an ihrem Ursprungsort an der Hauptachse wie unterhalb der Sporangien und meist auch der Oogonien Einschnürungen, seltener in ihrem Verlaufe. Sporangien terminal, meist einzeln, gewöhnlich eiförmig oder ellipsoidisch. Nach ihrer Bildung pflegt an den Traghyphen unterhalb der Basis der Sporangien ein neuer Faden hervorzuwachsen, der wieder mit einem Sporangium abschließt; dadurch können ziemlich reich sympodial gegliederte Sporangienstände entstehen. Schwärmsporen in geringerer Zahl gebildet, auffallend grob gekörnelt, relativ groß, nieren- oder bohnenförmig mit zwei in einer seitlichen Vertiefung befestigten Cilien, bei der Entleerung aus dem Scheitelloch des Sporangiums von einer blasigen, bald zerreißen Haut umgeben, austretend, dann fortschwimmend und nach einem kürzeren Schwärmstadium und der Umhüllung mit einer Membran keimend. Oogonien terminal, genau kugelig oder birnförmig, mit glatter Membran. Antheridien entweder an längeren verzweigten oder an kurzen unverzweigten Nebenästen androgynen oder diklinen Ursprungs, meist klein, keulig, der Basis der Oogonien sich anlegend, aber auch groß, gestreckt und mit dem Scheitel der Oogonien verwachsend; mit Befruchtungsschlauch. Oosporen stets einzeln, mit sehr dicker, farbloser, durch vorspringende Leisten und Ecken charakteristisch gefelderter Membran; Keimung nicht beobachtet.

Drei auf untergetauchten pflanzlichen faulenden Substraten wachsende Arten.

1) *Rhipidium europaeum* (CORNÜ) v. MINDEN n. n.

Vorläufige Diagnose in LINDAU, Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, Bd. 5, v. MINDEN, Saprolegniaceae, S. 597, Fig. 9a—e S. 590. — *Rhipidium continuum* und *interruptum* CORNÜ, Ann. Sc. nat., Sér. 5, T. 15, 1872, p. 15. — VAN TIEGHEM, Traité de Bot., p. 1024, Fig. 617.

Hauptachse oft monströs, blasig, zuweilen scheibenförmig auf kurzem, breit-zyllindrischem Stiele, mit mehr oder weniger regelmäßig gelapptem Rande, dann bis 800 μ breit mit bis 150 μ breiten Lappen, oder mehr oder weniger gestreckt-zyllindrisch, bis 400 μ lang und bis 50 μ breit, dann aber auch oft blasig am oberen Ende erweitert oder in Form mehrerer solcher nahe der Basis zusammenhängender, unregelmäßig zyllindrischer Schläuche; Membran oft sehr stark, bis 20 μ , und meist nicht gleichmäßig verdickt. Hyphen in reicher Zahl aus der Basalzelle, vor allem bei scheibiger Ausbildung derselben, aber nicht gleichmäßig auf der ganzen Oberfläche entspringend, sondern die vorragenden Spitzen und Ecken bevorzugend, stets mit einer Einschnürung beginnend, fadenförmig, 7—12 μ breit, meist einfach oder aber durch Einschnürungen in mehr oder weniger gleichen Abständen segmentiert. Sporangien stets terminal, aber oft regelmäßige, wenn auch wenigzählige Sympodien bildend, wobei die Sporangien meist durch längere Fadenstücke getrennt sind, zuweilen aber auch an ganz kurzen, aus fast kugeligen, oft nur einem Segment bestehenden, aus der Basalzelle entspringenden Hyphen; in zwei Formen auftretend, zwischen denen aber Uebergänge vorkommen: entweder dickwandig, nach der Entleerung nicht kollabierend, oder mit dünnen, dann kollabierenden Membranen; meist eiförmig bis ellipsoidisch, aber auch fast kugelig oder gestreckt; 50—65 μ lang und 27—38 μ breit. Entleerung der Sporangien und Beschaffenheit siehe Gattungsmerkmale. Oogonien terminal, wie die Sporangien gestellt und mit ihnen zusammen an derselben Pflanze, gewöhnlich aber nach ihnen erscheinend, einer Einschnürung wie einem Stiel aufsitzend, kugelig, mit glatter, ziemlich kräftiger Membran, 50—60 μ Durchmesser. Antheridien klein, etwa 19 μ lang und 15 μ breit, keulig oder kugelig, stets mit der Basis des Oogons verschmelzend und in dieses einen Befruchtungsschlauch treibend; auf dünnen, sich hin und her windenden verzweigten Nebenästen, die entweder aus benachbarten Hyphen derselben Basalzelle oder von anderen Pflanzen entspringen. Oosporen stets einzeln, kugelig, mit auffallend dicker (bis 15 μ) Membran, deren

Oberfläche durch vorspringende Leisten gefeldert oder durch vorragende Spitzen sternförmig erscheint; Durchmesser 40—50 μ .

Meist in Gruppen zusammenstehende Pflänzchen oder isolierte halbkugelige Räschen bildend, auf der Oberfläche von untergetauchten faulenden Früchten, Zweigen usw. — Hamburg, Breslau, Frankreich (CORNU), Dänemark (PETERSEN).

2) *Rhipidium americanum* THAXTER,

Bot. Gaz., Vol. 21, p. 320, Diagnose p. 327, Taf. 21 u. 22, Fig. 1—15.

Thallus, Form und Stellung der Fortpflanzungsorgane wie vorher. Nebenäste aber streng androgynen Ursprungs, von dem Tragfaden des durch sie befruchteten Oogons kurz unterhalb seiner Basis entspringend, ferner meist sehr kurz, oft wenig länger oder sogar kürzer als die Antheridien selbst und sich henkelartig dem Oogon zu krümmend. Oogonien scheinbar etwas kleiner, Durchmesser 40—50 μ , Oosporen 30—40 μ .

Auf faulenden Früchten, abgestorbenen Zweigen usw. — Nordamerika, Breslau, Hamburg.

3) *Rhipidium Thaxteri* v. MINDEN n. sp.

Vorläufige Diagnose in LINDAU, Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, Saprolegniineae v. MINDEN, S. 600.

Hauptachse wie vorher, oft monströs scheibig, über 800 μ Durchmesser, mit bis 200 μ breiten Lappen, oder mehr zylindrisch, mit oft sehr dicker Membran, im Substrat mit zahlreichen, auch verzweigten Rhizoiden wurzelnd. Die von ihr entspringenden Hyphen gleichmäßig etwa 7—11 μ dick, im Wasser flutend, nicht in Segmente geteilt, aber an der Basis wie unterhalb der Sporangien eingeschnürt. Sporangien länglich-ellipsoidisch, gestreckter als bei den anderen Arten und häufiger als bei jenen durch sympodiale Sprossung der Traghyphen erneuert, nicht selten sogar, vor allem an den Fadenenden büschelig gehäuft, 50—55 μ lang, 20—35 μ breit. Entleerung der Sporangien, Beschaffenheit der Sporen wie vorher. Oogonien groß, nur angenähert kugelig, mehr birnförmig, mit breit-abgerundetem Scheitel und sich verschmälernder, oft stielartig ausgezogener Basis und mäßig verdickter, bei der Reife ein wenig runzelig-rauher Membran, auf kürzeren, der Basalzelle entspringenden, zuweilen spiralig gedrehten Stielen, die stets an der Basalzelle mit einer Einschnürung entspringen und sich allmählich nach dem Oogon hin er-

weitern, ohne unter diesem wieder eine Einschnürung zu bilden; 45—57 μ breit, 57—62 μ lang (ohne Stiel). Antheridien auffallend groß, 50—70 μ lang, 7—11 μ breit, unregelmäßig keulig, mit der ganzen Längsseite dem Oogonscheitel, diesem entsprechend gekrümmt, angeschmiegt, am oberen Ende mit dem Scheitel verwachsend und hier einen schnabelartigen Befruchtungsschlauch in das Innere des Oogons treibend, an unregelmäßig verzweigten, dünneren Nebenästen, die meist aus der Basalzelle zwischen den die Oogonien tragenden Fäden, wie von diesen selbst, entspringen. Oosporen einzeln, groß, derbwandig, von derselben Beschaffenheit wie bei den vorher beschriebenen Arten.

Bisher nur auf der Elbinsel Woltershof und in dem Bramfelder-
teich bei Hamburg auf faulenden Früchten gefunden.

IV. Die Blastocladiineen.

Die Gattung *Blastocladia* ist in einer Art von REINSCH zuerst an faulenden Pflanzenteilen entdeckt und in PRINGSHEIMS Jahrbüchern, Bd. 11, 1878, S. 298, Taf. 16, Fig. 1—10 beschrieben worden. Fast 20 Jahre später wurde sie von THAXTER (1896) in Nordamerika wieder aufgefunden. Dann habe ich sie bei Breslau wieder beobachtet (v. MINDEN, 1902) und im Laufe längerer Jahre ihre allgemeine Verbreitung feststellen können (siehe die Einleitung). Auch in Dänemark ist sie von PETERSEN gefunden worden.

Am häufigsten erscheint bei Anwendung der in der Einleitung beschriebenen Sammelmethode an den ausgelegten Früchten die schon von REINSCH gefundene *Bl. Pringsheimii*. Die auch von THAXTER in Nordamerika einmal gefundene *Bl. ramosa* habe ich bisher auch nur einmal in einem Moorsee des Großherzogtums Oldenburg beobachtet. Auch die beiden anderen, neuen Arten scheinen ziemlich selten zu sein, wenn aus dem seltenen Auftreten an der Oberfläche faulender Früchte auf den Umfang ihrer Verbreitung überhaupt geschlossen werden darf.

A. Beschreibung der Arten.

a) *Blastocladia Pringsheimii*.

An der Oberfläche der in die Gewässer ausgelegten Früchte bilden die dichtgedrängten Pflänzchen dieser Art kleine weißliche

Pusteln von etwa 1 mm Höhe. In der Wahl der Früchte scheint kein wesentlicher Unterschied zu bestehen; so sind Äpfel, Birnen, Pflaumen usw. gleichmäßig für das Einsammeln geeignet. Außerdem beobachtete ich sie auf Kartoffelknollen, an untergetauchten Zweigen vor allem der Kiefer und Esche und den Rhizomen der Seerose, dagegen nie an tierischen Substraten, obwohl ich diese in sehr großer Zahl nach ihrer Saprolegniaceen-Flora untersucht habe. An ihren natürlichen Fundorten sind die Pflänzchen immer von anderen Organismen, vor allem von Bakterien begleitet. Diese können sie oft ganz umschließen, so daß sie erst nach ihrer Entfernung überhaupt sichtbar werden.

Von dieser Art liegt nun eine nähere Beschreibung von THAXTER (1896) vor, auf die hier angelegentlichst hingewiesen werden möge.



Fig. 15. *Blastocladia Pringsheimii*. — Pflanze mit Sporangien.

Da sie mir sehr oft begegnet ist, kann ich die Angaben THAXTERS in einigen Punkten ergänzen. Bei Vergleich der von THAXTER wie auch dieser Abhandlung beigefügten Abbildungen (Taf. IV, Fig. 25 bis 33) fällt wohl vor allem die große Variabilität in die Augen, so daß man zwischen verschiedenen Arten unterscheiden möchte, wenn die Extreme nicht durch Uebergänge miteinander verbunden wären. In

allen Fällen ist eine Hauptachse erkennbar, von deren Basis zahlreiche, sich weit ausdehnende verzweigte Rhizoiden ausgehen, während sie sich am oberen Ende entweder erst verzweigt oder direkt die Fortpflanzungsorgane trägt. Ist die Hauptachse unverzweigt, so stellt sie einen oft riesigen, mehr oder weniger blasig aufgetriebenen, am Grunde verengten Schlauch dar; so vor allem bei starker Anhäufung von Bakterien (Taf. IV, Fig. 27). Oft spaltet sich aber die Hauptachse in unregelmäßig wirtelig gestellte, mehr oder weniger weitlumige Aeste, oder sie gabelt sich dichotom (Taf. IV, Fig. 25—26, 28). Die Aeste können ihrerseits in derselben Weise verzweigt sein, wobei die Zweigenden meist angeschwollen sind. Schließlich kann die Hauptachse ziemlich dünnfädig sein und dann wenig auf-
fallen oder fast scheibenförmige Gestalt annehmen. Ihre Membran

ist unregelmäßig verdickt, immer aber kräftig; mit Chlorzinkjod oder Jod-Schwefelsäure färbt sie sich gelblichbräunlich, so daß Cellulose nicht vorhanden ist, worauf vor allem PETERSEN aufmerksam gemacht hat. Im Innern befinden sich körnig-bräunliche Stoffe und glänzende Tropfen einer fettartigen Substanz, die aber weniger Reservestoffe als vornehmlich Exkrete darstellen, weil sie sich vor allem in älteren Pflanzen vorfinden und nicht verbraucht zu werden scheinen. Diese „Fettropfen“ sind so charakteristisch, daß sich leicht Thallusstücke dieser Art an ihnen erkennen lassen.

Bei den Pflanzen mit unverzweigter Hauptachse stehen die Sporangien dichtgedrängt auf dem dann, wie erwähnt, meist blasig angeschwollenen Scheitel; bei Pflanzen mit verzweigter Hauptachse bedecken sie die Astenden, die hier gewöhnlich ebenfalls verbreitert sind; selten sitzen sie isoliert auf treppenartigen Vorsprüngen der Hauptachse und ihrer Verzweigungen. Die Gestalt und Größe der Sporangien ist sehr mannigfach. Meist sind sie spindelförmig, wobei sie oft oberhalb der Mitte am breitesten sind, so



Fig. 16. *Blastocladia Pringsheimii*.
— Pflänzchen mit Sporangien und „Haaren“.

daß sie keulenförmig werden; in anderen Fällen können sie langzylindrisch oder fast kugelig sein; dabei sind sie nicht selten bogig gekrümmt; oft sind sie sehr voluminös und mit breiter Basis aufsitzend, dann wieder dünn, fast fadenförmig. Ebenso wechselnd ist ihre Größe. Bei ihrer Bildung erscheinen die Sporangien zuerst als kurze Aussprossungen, die bald durch eine Membran abgetrennt werden, sich darauf vergrößern und sich zu den Sporangien umgestalten.

Schon REINSCH waren längere, zarte, dünne, haarartige Fäden zwischen den Sporangien und den Dauerzellen aufgefallen (Taf. IV, Fig. 27 u. Textfig. 16 u. 17). Diese Fäden sind meist unverzweigt, zu-

weilen aber auch ein- oder zweimal gegabelt; an der Basis sitzen sie kurzen Anschwellungen auf, die den Eindruck von Sporangienanlagen erwecken, die vegetativ am Scheitel zu diesen „Haaren“ ausgewachsen seien.

Während sie in der Jugend körnige Inhaltsstoffe in reicherer Menge besitzen, sind sie später bis auf kleinere Fetttropfchen leer.



Fig. 17. *Blastocladia Pringsheimii*.
Junge Pflanzen mit „Haaren“.

In einem Falle beobachtete ich ein dichotom verzweigtes Haar, das an einem der Gabeläste zwei hintereinander liegende Anschwellungen mit stärkerer Membran zeigte. Diese Beobachtung wie überhaupt das auffällige Vorkommen dieser Bildungen veranlaßte die nähere Untersuchung ihrer möglichen Funktion. In Uebereinstimmung mit THAXTER ließ sich aber nirgends eine Andeutung erkennen, die auf irgendeine Rolle bei der Fortpflanzung dieser Pilze schließen lasse. Es liegt ja nahe, in diesen Fäden, die oft um mehr als das

Doppelte die Sporangien an Länge übertreffen, antheridiale Schläuche oder Nebenäste im Sinne der Saprolegniaceen oder Leptomitaceen zu vermuten; es darf aber wohl nach den Beobachtungen von THAXTER und von mir selbst, die sich über viele Jahre erstrecken, als sicher gelten, daß Geschlechtsorgane fehlen. Ausgeschlossen wäre aber nicht, daß die Geschlechtlichkeit nur verloren gegangen ist und in den Haarbildungen rückgebildete Nebenäste vorliegen. Hierfür könnte sprechen, daß sie nicht an allen Individuen vorkommen und ihre Entstehung vor allem in stark verunreinigtem Wasser erfolgt. Unter solchen Umständen können sie dichtgedrängt, ja zuweilen an jüngeren Pflanzen allein auftreten (Textfig. 17). Die

nachher zu beschreibenden Dauerzellen ließen sich dann als umgewandelte Oogonien und die bei einigen Formen aus den zurückbleibenden Membranen der Dauerzellen herausfallenden Sporen als parthenogenetisch erzeugte Oosporen deuten. Andererseits könnten aber auch ganz spezielle Anpassungen dieser Art an besondere Lebensbedingungen und den Haaren mancher Algen entsprechende Bildungen vorliegen. Eine Entscheidung hierüber läßt sich vorläufig nicht fällen.

Die reifen Sporangien sind mit einem homogenen, wenig körnigen, hyalinen Plasma gefüllt; die Umrisse der sich polygonal abplattenden, dicht aneinander grenzenden Sporen, die das ganze Sporangium füllen, sind nur schwach erkennbar. An dem papillös vorgestreckten Scheitel sammelt sich eine hyaline, stark glänzende Masse an, die durch lokale Quellung der inneren subkutikularen Schicht der Sporangiumwandung zu entstehen scheint. Diese vergrößert sich schließlich derart, daß sie als dünner, weit zentripetal vorspringender, kegelförmiger Zapfen erscheint. Im Augenblick der Entleerung tritt der Sporangiuminhalt in Form einer von einer dünnen Haut umgebenen Blase langsam hervor, wobei der Zapfen selbst verschwindet, indem er verquillt und wahrscheinlich durch den dadurch entstehenden Innendruck die Oeffnung des Sporangiumscheitels bewirkt. Die bei der Entleerung hervortretende Blase, in welche die Sporen eintreten, zerreißt übrigens sehr bald, nachdem sie höchstens ein Drittel der Länge des Sporangiums erreicht hat. Die Zoosporen treten daher ganz überwiegend direkt aus dem Sporangium ins Freie, wobei sie beim Passieren der oft engen Entleerungsöffnung oft auffallende Gestaltsveränderungen erfahren. So wird das die Cilie tragende Hinterende der Zoosporen, das zuletzt austritt, nicht selten zu einem längeren Fortsatz ausgezogen, der auch noch einige Zeit während des Schwärmens sichtbar bleiben kann. Nachdem ein Teil der sehr zahlreichen Schwärmer ausgetreten ist, tummeln sich die anderen noch im Sporangium lebhaft durcheinander, während andere amöboid an der Wandung entlang kriechen. Nicht selten tritt freilich der Fall ein, daß die Schwärmer zum großen Teil im Sporangium bleiben, schließlich in ihm absterben und dieses dann in Form bräunlicher Körner mehr oder weniger füllen. Dichte Bakterienmassen, die die Sporangien oft umhüllen, scheinen hier den Zoosporen den Austritt versperrt zu haben. Auch REINSCH, THAXTER wie PETERSEN ist

das aufgefallen und diese Erscheinung in ähnlicher Weise gedeutet worden.

Die Schwärmer sind während der Bewegung meist breit-ellipsoidisch, aber auch kugelig und besitzen eine zarte, lange, nachschleppende Cilie und ein hyalines Plasma, das aber an beiden Enden einige kleine Körnchen und zentral oder mehr nahe dem hinteren Ende einen von einer im optischen Längsschnitt halbmondförmig gestalteten dichteren Masse umgrenzten vakuolenartigen Fleck erkennen läßt. Nach den genauen neueren Untersuchungen von BARRETT (1912) ist jener zentrale Körper wahrscheinlich ein Reservestoff, während in dem von ihm einseitig umschlossenen vakuolenartigen Fleck der Zellkern vorliegt. Die Bewegung ist lebhaft, aber nicht hüpfend wie bei den meisten Chytridiineen-Sporen, aber dann und wann mit Richtungswechsel. Sehr auffallend ist die amöboide Beweglichkeit, die sich in wirklichen Kriechbewegungen äußert. Vielleicht liegt hier eine Anpassung an den Standort der Pflanze vor, da die oft dicke Umhüllung mit Bakterien kaum eine Schwimmbewegung der Sporen, wohl aber noch eine kriechende Bewegung zulassen dürfte; auch andere, an ähnlichen Orten vorkommende Pilze zeigen dieselbe Eigentümlichkeit. Nach dem Schwärmen runden sich die Schwärmer ab, umgeben sich mit einer Membran und keimen unter Aussenden eines feinen, sich bald verzweigenden Fadens. THAXTER beobachtete übrigens häufiger Schwärmer mit 2 Cilien, die nach ihm sogar typisch für die Gattung sein sollen. Auch ich habe einigemal 2 Cilien gefunden, bin aber mit PETERSEN der Ansicht, daß hier anomale Fälle vorliegen und das Vorkommen einer Cilie die Regel ist, und dieselbe Ansicht teilt auch BARRETT, der die zweicilige Form auch oft vorfand, ja sogar, wenn auch selten, Sporen mit 3 Cilien beobachtete.

Es ist schon vorher bemerkt worden, daß Geschlechtsorgane noch nicht beobachtet worden sind und auch sehr wahrscheinlich fehlen. Als Ersatz treten nun charakteristisch geformte Dauerzellen auf, die reif abfallen und dann wie die Sporangien an ihren Trägern kreisförmige, deutlich erkennbare Narben zurücklassen (Taf. IV Fig. 27, 28, 31, 32). Sie sind meist breit-ellipsoidische, seltener mehr kugelige oder gestreckt-spindelförmige Zellen mit breit abgerundetem Scheitel und sich verschmälernder Basis und enthalten meist in reichlicher Menge Fetttropfen. Sehr charakteristisch ist

ihre Membran. Diese besteht nach THAXTER aus zwei Schichten, einer äußeren dünnen glatten und einer inneren dicken, die scheinbar zahlreiche, dichtstehende Tüpfel besitzt, wodurch die Membran dieser Dauerzellen regelmäßig fein punktiert erscheint. Nach der neueren vortrefflichen Arbeit von BARRETT (1912) über *Blastocladia* (= *Allomyces*) *strangulata* kommt zu diesen noch eine dritte, mit der äußeren übereinstimmende Schicht. Durch Mikrotomschnitte konnte BARRETT nun nachweisen, daß die mittlere Schicht tatsächlich von konischen Poren durchsetzt ist. Sehr wahrscheinlich besitzt auch bei *Bl. Pringsheimii* die Membran der Dauerzellen denselben Bau. Wenn, wie schon vorhin erwähnt, in den Dauerzellen wirklich umgewandelte Oogonien mit einer ungeschlechtlich erzeugten Oospore vorliegen sollten, würde diese Mittelschicht dann als die kutikulare(?) Außenschicht der Oosporenmembran anzusehen sein.

Die Dauerzellen treten an denselben Stellen wie die Sporangien auf, oft diesen untermischt, zuweilen aber auch ganz ohne diese. Meistens pflegen sie nach den Sporangien zu erscheinen, und auch ihre Bildung wird offenbar durch ungünstige Ernährungsbedingungen gefördert. Ihre Keimung ist bisher weder von REINSCH noch von THAXTER beobachtet worden. Sie trat mir auch nur einmal an solchen Dauerzellen entgegen, die längere Zeit in einem Gefäß trocken aufbewahrt worden waren (Taf. IV Fig. 32). Nach der Uebertragung in Wasser zeigten sich bei einigen dieser Zellen in der Membran meist quer über dem Scheitel klaffende Risse, durch die der von einer Blase umgebene Inhalt mehr oder weniger herausgetreten war. An dem hervorgetretenen Blasenteil waren eine oder seltener 2—3 kurz vorspringende Entleerungspapillen sichtbar, während im Innern der zum größten Teil noch in der Dauerzellemembran steckenden Blase sich in einem Falle die Umrisse der Schwärmer deutlich erkennen ließen. Ein Ausschwärmen dieser trat aber nicht ein.

b) *Blastocladia rostrata* V. MINDEN.

Die vorliegende Art habe ich bisher nur in einigen Gräben und Teichen der Insel Waltershof, ferner in einem Sumpf des Wohldorfer Waldes bei Hamburg gefunden, sie aber dort seit mehreren Jahren beobachtet. Sie ließ sich durch dort ausgelegte Früchte einfangen und bildete, untermischt mit *Bl. Pringsheimii* und *Rhipidium*

europaeum sowie Thaxteri lockere, zerstreut stehende weißliche Räschen. Die Hauptachse ist bei kräftigen Pflanzen meist ziemlich kurz und breit-zylindrisch, aber oft mit wechselnder Breite, an schwächeren dagegen mehr gestreckt (Taf. IV Fig. 34); in keinem Falle erreicht sie aber solche Dimensionen wie die vorstehende Art; vor allem ließ



Fig. 18. *Blastocladia rostrata*.
Zweige mit Dauerzellen
und zwei Sporangien.

sich nicht die blasig aufgetriebene Form auffinden. An ihrer Basis ist sie mit zahlreichen, sich verzweigenden Rhizoiden am Substrat befestigt, während sie sich apikal in zwei oder mehrere Aeste auflöst, die sich meist reichlich unregelmäßig verzweigen, so daß bei kräftigen Pflanzen von der Hauptachse wahre Zweigbüschel aus strahlen. Die Aeste sind ziemlich gleichmäßig dünne Schläuche. Eine kopfige Anschwellung der Hauptachse oder der Astenden tritt nicht ein. Es kommt daher auch nicht zu der lokalen Häufung der Sporangien, wie bei der vorstehenden Art. Die die Fortpflanzungsorgane, Sporangien und Dauerzellen, tragenden Aeste sind hier vielmehr ziemlich regelmäßig sympodial gegliedert, derart, daß meist nahe unter diesen ein Zweig hervorbricht, der sofort oder nach kürzerem oder längerem Wachstum wieder ein Sporangium oder eine Dauerzelle bildet, ein Vorgang, der sich mehrfach hintereinander wiederholen kann. Die sympodiale Gliederung der Aeste unterscheidet diese Art wesentlich von der vorigen, bei der das Längenwachstum der Hauptachse beschränkt ist, und es zur Ausbildung dünner, einen bestimmten Verzweigungstyp aufweisender Aeste — von seltenen Ausbildungsformen abgesehen — nicht kommt. Haarbildungen treten hier nicht ein.

Die Sporangien sind etwa doppelt so lang wie die Dauersporen, zuweilen auch kürzer spindelförmig oder nahezu zylindrisch, am Scheitel zur Zeit der Reife mit einer kurzen Entleerungspapille und zapfenartig in das Innere vorspringender Quellmasse; sie sind etwa 70—100 μ lang und 20—30 μ breit, daher durchschnittlich wesentlich

kleiner als bei der vorigen Art. Die Entleerung der Schwärmer, ihre Beschaffenheit und Bewegung zeigt nichts Abweichendes.

Besonderes Interesse beanspruchen vor allem aber die Dauerzellen (Taf. IV Fig. 34 und Textfig. 18). Diese werden meist in größter Menge gebildet mit nur wenigen oder ganz fehlenden Sporangien; selten herrschen letztere vor. Sie werden wie die Sporangien terminal angelegt, kommen aber infolge der vorhin erwähnten sympodialen Verzweigungsart später oft auf absatzartigen Vorsprüngen der Aeste, wie die Sporangien, zu sitzen. In der Form sind sie ellipsoidisch, aber mit gewöhnlich schnabelartig vorspringendem Scheitel; am Grunde sitzen sie mit breiter Fläche auf, sind aber meist kurz oberhalb desselben ein wenig eingengt; sie sind etwa 25 μ breit und 40 μ lang, aber auch bis 53 μ lang und 30 μ breit. Die Membran zeigt denselben charakteristischen Bau wie bei der vorigen Art; die Punktierung ist an reifen Dauerzellen wie dort deutlich erkennbar. Sehr auffällig ist nun aber das Verhalten der Dauerzellen zur Zeit der Reife; dadurch nämlich, daß die Membran sich derart spaltet, daß die innere, kräftige, die Punktierung bewirkende Schicht aus der äußeren glatten Schicht, durch einen Scheitelriß dieser, den lebenden Plasmakörper der Dauerzelle umschließend, herausfällt (Taf. IV, Fig. 35).



Fig. 19. *Blastocladia rostrata*. Sehr selten auftretende interkalare Bildung eines Sporangiums mit seitlich vorspringendem Entleerungshals.

Die entleerten äußeren Hüllen bleiben dann an der Pflanze sitzen, scheinbar als ob entleerte Sporangien vorlägen. Die herausgefallenen Sporen zeigen eine warzig-rauhe Außenhaut, deren besondere Beschaffenheit offenbar die „Punktierung“ hervorrief, und eine glatte Innenhaut; im Innern liegen klumpige oder kugelige Fettmassen. Eine Keimung habe ich nicht beobachtet.

c) *Blastocladia ramosa* THAXTER,

Bot. Gaz., Vol. 21, Taf. 3, Fig. 14—16.

THAXTER (1896) fand die vorliegende Art in einem mit *Sphagnum* bewachsenen Sumpf in Nordamerika; ich selbst beobachtete

sie in einem Moorsee des Großherzogtums Oldenburg, dem Bullenmeer bei Varel, an einigen im Wasser liegenden Früchten. Da sowohl THAXTER wie mir kein reichliches Material vorgelegen hat, bedürfen die über den Pilz vorliegenden Angaben noch der Ergänzung. Die folgenden Bemerkungen sollen hierzu beitragen. Nach der Beschreibung von THAXTER besitzt diese Art eine nahezu zylindrische, terminal sich reich verzweigende Hauptachse, die breit-ovale, an der Spitze stumpf abgerundete, nach der Basis sich verschmälernde Sporangien und ganz ähnlich gestaltete Dauerzellen („Dauerkonidien“) trägt. Die Wandung der letzteren ist wenig verdickt und schwach punktiert; sie sind nach ihm wenig in der Form veränderte Sporangien. Die von THAXTER angegebenen Maße sind die folgenden; ganze Pflanze 260 - 600 μ hoch, Hauptachse 14 - 20 μ Durchmesser: Sporangien 30 μ lang, 15 μ breit; Dauerkonidien 30 μ lang, 11 μ breit. Die Sporangien sind nach ihm selten, die Dauerzellen dagegen in reichlichster Menge vorhanden.

Die vorstehenden Angaben stimmen nun in der Ausbildung des Thallus und der Gestalt und Beschaffenheit der Dauerzellen im wesentlichen mit meinen Beobachtungen überein, worüber die Abbildungen Auskunft geben können (Taf. IV Fig. 36—37). Sie zeigen die charakteristische Wuchsart des Pilzes, die zylindrische, sich terminal oft gabelnde Hauptachse und die Verästelung, die aber meist viel reicher ist, als die Figuren sie wiedergeben. Deutlich zeigen sie ferner die sympodiale Gliederung der die Fortpflanzungsorgane tragenden Hyphen. Wie bei der vorstehenden Art, mit der überhaupt viele Aehnlichkeiten vorhanden sind, sind diese oft stufenartigen Vorsprünge der Fäden aufgesetzt. In anderen Fällen kann diese Verzweigungsart durch Zusammendrängung und Häufung der Fruchtkörper undeutlich werden. Die Dauersporen sind in beiden Figuren vor allem an den Hyphenenden erkennbar, wo sie oft dicht gedrängt und in größter Zahl auftreten. Sie sind meist breit-eiförmig, können aber auch gestreckter sein; ihre Membran ist schwach verdickt und so fein punktiert, daß die Punktierung oft erst bei aufmerksamer Beobachtung sichtbar wird; im Innern finden sich fettartige Stoffe. Unter den Dauerzellen sind nun entleerte Hüllen sichtbar. Diese sind nun aber, wie die Figuren zeigen, von zweierlei Art; zum Teil sind sie unregelmäßig zylindrisch oder spindelförmig und mehr oder weniger gestreckt (so vor allem in Fig. 36), zum Teil sind sie dagegen kurz-eiförmig und von der Form

und Größe der Dauerzellen. Die ersteren stellen entleerte Sporangien dar, von denen die Fig. 36 noch zwei vor ihrer Entleerung zeigt. Welche Bedeutung haben nun die leeren Hüllen der zweiten Art, die besonders in der Fig. 37 vorherrschen? Ich habe sie seinerzeit an dem mir vorliegenden nicht reichlichen Material auch für Sporangienhüllen angesehen, glaube aber jetzt, nach dem Auffinden der vorstehenden Art, in ihnen nicht frühere Sporangien, sondern die äußeren Hüllen von Dauerzellen erblicken zu sollen, aus denen wie dort die Innenteile herausgefallen sind. Für die Richtigkeit dieser Deutung spricht außer der nahen Verwandtschaft mit der vorstehenden Art die Schwierigkeit, eine andere Erklärung für das Auftreten zweier verschiedenen Sporenbehälter zu finden. Direkt beobachtet habe ich freilich das Herausfallen der Sporen nicht. Wenn diese Annahme richtig sein sollte, so würden sich die vor allem in der Form und Größe der Sporangien zwischen den Angaben von THAXTER und meinen Beobachtungen bestehenden Unterschiede wohl durch die Vermutung erklären lassen, daß jener Forscher die äußeren Hüllen der Dauerzellen irrtümlicherweise für die entleerten Sporangien des Pilzes angesehen hat. Da hier die Dauerzellen oft in größter Menge oder ganz allein auftreten und an den von THAXTER beobachteten Pflänzchen nur ganz vereinzelt „Sporangien“ saßen, so war ohne Kenntnis der vorstehenden Art und ohne direkte Beobachtung des Herausfallens der Sporen auch kaum eine andere als die von ihm gegebene Deutung dieser Hüllen als Sporangien möglich.

d) **Blastocladia prolifera** v. MINDEN.

Auch diese Art fand sich auf der Oberfläche faulender untergetauchter Früchte (Äpfel) mitten unter anderen Organismen. Durch die von allen anderen *Blastocladia*-Arten abweichende Bildung der Sekundärsporangien ist sie besonders interessant. Wie bei den *Saprolegnia*-Arten bilden diese sich nämlich als Einschachtelungen in den leeren Hüllen der primären Sporangien, in die die Basis hineinwächst (Textfig. 20—21). Dieser Vorgang kann sich mehrmals nacheinander wiederholen, so daß 4—5 Sporangien ineinander zu liegen kommen. Diese werden in großer Zahl dicht nebeneinander gebildet. Sie sind voluminös, gewöhnlich gestreckt-zylindrisch, nicht selten gekrümmt, zuweilen aber unregelmäßiger, von wechselnder Breite, mit breiter Basis aufsitzend; terminal enden sie reif mit stumpflicher Ent-

leerungspapille; ihre Länge beträgt etwa $80-150\ \mu$, ihre Breite $15-30\ \mu$. Die Vorgänge bei der Entleerung stimmen ganz mit dem Verhalten der anderen Arten überein; auch hier ist der nach innen ragende Quellzapfen deutlich ausgebildet (Textfig. 22). Die Schwärmsporen besitzen eine nachschleppende Cilie, ein hyalines Plasma mit einigen Körnchen

Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 22.



Fig. 20. *Blastocladia prolifera*. Erwachsene Pflänzchen mit durchwachsenen Sporangien.

Fig. 21. *Blastocladia prolifera*. Zwergpflänzchen.

Fig. 22. *Blastocladia prolifera*. Sporangium.

an der Vorderseite. Die zylindrische Hauptachse läuft apikal in oft zahlreiche unregelmäßig gestellte, weitlumige Aeste aus, die die Sporangien tragen; im Innern enthält sie Fetttropfen; bei kräftigen Individuen ist sie etwa $80\ \mu$ breit und $170\ \mu$ lang; Haarbildungen fehlen. Trotz eifrigen Suchens habe ich Dauerzellen nicht beobachtet.

B. Verwandtschaftsverhältnisse.

Die Bestimmung der systematischen Stellung der Pilze der *Blastocladia*-Gruppe ist recht schwierig, vor allen Dingen wegen des Fehlens der Geschlechtsorgane und der mannigfaltig und dabei eigenartig entwickelten morphologischen Gliederung. Immerhin haben aber neuere Untersuchungen wesentliche Anhaltspunkte bei der Feststellung der verwandtschaftlichen Verhältnisse geliefert. Der erste, der eine *Blastocladia* auffand, war REINSCH (1878). FISCHER (1892) und SCHRÖTER (1897) behandeln die Gattung *Blastocladia* als ganz zweifelhafte Form. Jener schließt sie den Saprolegniaceen an, dieser stellt sie zu den Leptomitaceen. THAXTER (1896) möchte ihr unter den Pythiaceen einen Platz anweisen oder sie zu einer selbständigen Pilzgruppe erheben. Das letztere hat zuerst PETERSEN (1910) getan, der sie in eine besondere Reihe, die der Blastocladineen, zwischen die Gonapodyiineen und die Monoblepharidiineen stellt. Ich selbst habe die *Blastocladia*-Arten (1912) einer besonderen Familie der Blastocladaceen eingeordnet, diese aber mit den Saprolegniaceen und Leptomitaceen den Saprolegniineen unterstellt. Die neuen, hier näher beschriebenen Arten schienen nämlich die Gattung näher mit diesen beiden Familien, besonders der letzteren, zu verknüpfen. Hierzu führte aber vor allem die Deutung, die ich den Dauerzellen und den bei *Bl. Pringsheimii* vorkommenden Haarbildungen gab. Am ausführlichsten hat sich dann BUTLER (1911) in der schon erwähnten Arbeit mit der systematischen Stellung der *Blastocladia*-Gruppe beschäftigt und durch die Entdeckung und Beschreibung eines neuen Gliedes dieser Gruppe ganz neue Gesichtspunkte aufgestellt.

Auch der in demselben Jahre erschienenen Abhandlung von BARRETT (1912) über *Blastocladia strangulata*, in der die Mikrotomtechnik zur Anwendung kam, verdanken wir wertvolle Aufschlüsse über die Morphologie dieser Pilze, vor allem über ihre Kernverhältnisse wie die feineren nur mit dem Mikrotom zugänglichen Strukturen.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle einige Worte über die beiden letzterwähnten Arbeiten zu äußern. Es erscheint nämlich sehr wahrscheinlich, daß sie, ganz unabhängig voneinander entstanden, doch denselben Pilz behandeln. Dieser besitzt im Vergleich mit den anderen *Blastocladia*-Arten mehrere recht bemerkenswerte Charaktere. Ganz abweichend von diesen findet er sich zunächst an faulenden tierischen Substraten, an toten Fliegen usw. Die basal mit zahlreichen verzweigten Rhizoiden in das Substrat eindringende Basalzelle ist oft mehrmals nacheinander dichotom oder doldig verzweigt.

Die Zweige sind an den Ursprungsstellen wie auch im Fadenverlauf mehr oder weniger regelmäßig mit Einschnürungen, wie bei den Leptomitaceen, versehen, denen Pseudosepten entsprechen. Die bemerkenswerte Entwicklung dieser Septen wird von beiden Forschern etwa gleich beschrieben. Sie entstehen nämlich aus zunächst isolierten, nach innen zu vorspringenden Verdickungen der Zellmembran, die nach BUTLER meist miteinander zu vollständigen Querwänden verschmelzen, während nach BARRETT bei ihrer Verwachsung gewöhnlich Löcher übrigbleiben, durch die die Segmente in offener Verbindung miteinander stehen. Ringförmige Verdickungen wie bei *Gonapodya* und den Leptomitaceen werden nicht gebildet; wie dort scheinen aber Cellulinkörper in Beziehung zu der Bildung dieser Septen zu stehen.

Wenn hier recht abweichende Merkmale vorliegen, so zeigen die Sporangien, Zoosporen und Dauerzellen dagegen mit den anderen *Blastocladia*-Arten, speziell *Bl. rostrata*, große Übereinstimmung. Die Sporangien sind breit-ellipsoidisch, tonnen- bis eiförmig (BUTLER), bis fast kugelig (BARRETT) und besitzen mehrere Entleerungspapillen (nach BUTLER bis 4, nach BARRETT bis 8). Letztere werden von BARRETT, der Mikrotomschnitte anfertigte, näher beschrieben.

Hiernach tritt in dem sich papillös vorwölbenden Scheitel der Sporangien eine hyalin glänzende, sich mit Safranin stark färbende, sich vor allem nach außen, weniger nach innen konvex vorwölbende Quellmasse auf, die aber auffälligerweise in zwei Lamellen geschieden ist, deren äußere sich bei der Entleerung auflöst, während die innere sich meist zu einem sehr dünnwandigen Bläschen umbildet, in das die Sporen bei der Entleerung eintreten. Daß die Trennungslinie beider Lamellen sich nicht selten in die angrenzenden Teile der Sporangienmembran fortsetzt, scheint auf einer lamellosen Beschaffenheit dieser die erwähnte Sonderung der Quellmasse zu beruhen. BUTLER hat nie ein bei der Entleerung auftretendes Bläschen beobachtet; aber auch BARRETT erwähnt, daß dieses oft nicht gebildet wird und die Schwärmer direkt aus dem Sporangium ins Freie treten. Die Schwärmer besitzen nach BARRETT den für die Zoosporen von *Bl. Pringsheimii* charakteristischen Bau, einen größeren Zentralkörper, der im optischen Längsschnitt halbmondförmig einen basal gelegenen hyalinen Fleck umgibt; nach den Beobachtungen BARRETTs ist jener, wie schon erwähnt, wahrscheinlich ein Reservestoff, während der letztere wohl zweifellos den Nukleus der Spore darstellt. Interessant ist ferner seine Feststellung, daß die Schwärmer oft 2 Cilien besitzen, sehr selten sogar 3, daß aber doch eine Cilie typisch ist. Die Beschreibung, die BUTLER von den Schwärmsporen des von ihm beobachteten Pilzes entwirft, weicht nun von den vorstehenden Angaben nicht unwesentlich ab, da die Schwärmer nach ihm streng eincilig sind und ihnen ferner der oben erwähnte Zentralkörper fehlen soll. Diese Verschiedenheiten verlieren aber an Bedeutung, wenn wir sehen, daß auch bei *Bl. strangulata* wie auch bei *Bl. Pringsheimii* der Zentralkörper nicht immer erkennbar ist und die Cilienzahl der Schwärmer innerhalb der Gattung überhaupt Schwankungen unterliegt.

Am meisten scheinen sich die von BUTLER und BARRETT beschriebenen Pilze in den Dauerzellen voneinander zu entfernen. Sie entstehen wie die Sporangien und sind eiförmige Zellen mit einer dicken, wie bei den anderen *Blastocladia*-Arten fein punktierten Membran und einem Fetttropfen enthaltenden Inhalt. Am genauesten hat BARRETT diese Organe, vor allem ihre Membran, unter Anwendung des Mikrotoms untersucht und bei letzterer, wie schon früher erwähnt, 3 Schichten festgestellt. Er beobachtete auch die Keimung dieser Dauerzellen, die nach mindestens einen Monat betragender Ruheperiode unter Aufplatzen der beiden äußeren Schichten und Hervordringen der inneren, mit einer oder mehreren Entleerungspapillen versehenen Schicht erfolgte, ganz ähnlich wie bei *Bl. Pringsheimii*. Abweichend, wenigstens scheinbar, sind nun die Angaben BUTLERS. Nach ihm fallen nämlich die mit einer dicken, braun gefärbten, getüpfelten Außen- und einer dünnen, glatten Innenschicht versehenen Plasmakörper dieser Zellen ganz, wie bei *Bl. rostrata*, aus ihren aufreißenden äußeren, zurückbleibenden und dann leeren Außenhüllen heraus, ja zuweilen werden die später herausfallenden Innenteile von

Anfang an ganz frei in den Mutterzellen gebildet. Diese wesentlichen Unterschiede in dem Verhalten der reifen Dauerzellen verlieren aber durch die Angabe BUTLERS an Bedeutung, daß zuweilen die Innenteile nicht herausfallen und ganz wie bei dem von BARRETT gefundenen Pilz abfallende Dauerzellen gebildet werden, deren Membran aus 3 Schichten besteht. Auch die Sekundärsporangien, die oft interkalar in Reihen hintereinander gebildet werden, sowie die Größenverhältnisse werden von BUTLER und BARRETT in angenähert übereinstimmender Weise beschrieben. Darum scheinen in den von diesen beiden Forschern beschriebenen Pilzen tatsächlich identische oder doch sehr nahe verwandte Formen vorzuliegen. Jedenfalls müssen beide als Angehörige derselben Gattung aufgefaßt werden. Mir scheint nun die von BUTLER vorgenommene Aufstellung einer neuen Gattung berechtigt, da sich in den Strikturen, der durch sie und die Pseudosepten verursachten Gliederung des Thallus, der interkalaren Bildung der Sekundärsporangien und der größeren Zahl ihrer Entleerungspapillen nicht unwesentliche Unterschiede ergeben. Andererseits kann es aber nicht zweifelhaft sein, daß in ihnen Blastocladiaceen vorliegen. Diese würden also in die zwei Gattungen *Blastocladia* und *Allomyces* zerfallen, und letztere Gattung auch den von BARRETT beschriebenen Pilz umfassen. Diesen weiteren Umfang wird auch im folgenden *Allomyces* besitzen.

Alle letzterwähnten Arbeiten kommen nun zu dem Resultat, daß in den Monoblepharidiineen und den Leptomitaceen die nächsten Verwandten der Blastocladiaceen zu erblicken seien. Die Hauptpunkte dieser Verwandtschaft sollen kurz hervorgehoben werden.

Sehr auffällig sind die Blastocladiaceen durch die mit einer Cilie versehenen, amöboid beweglichen Schwärmsporen, da wir wohl das Vorhandensein einer Cilie als typisch ansehen dürfen. Unter den zahlreichen höheren submersen Phycomyceten finden wir sie allein bei den Monoblepharidiineen und der Gattung *Gonapodya* wieder. VUILLEMAIN (1907) und LOTSY (1907) haben der Cilienzahl eine große phylogenetische Bedeutung beigelegt. Es sind aber hieran neuerdings von mehreren Forschern gerade auf dem Gebiete der Phycomyceten Zweifel laut geworden, so von PETERSEN (1910) und von BUTLER (1911). Ich selbst (1912, S. 224) habe mich bezüglich der Chytridiineen, bei denen Formen von scheinbar naher Verwandtschaft vorkommen, deren Schwärmsporen zum Teil nur eine, zum Teil 2 Cilien besitzen, auch dahin ausgesprochen, daß wenigstens hier die Cilienzahl nicht diese Bedeutung zu haben scheint. Ja gerade die bei den Blastocladiaceen vorliegenden diesbezüglichen Beobachtungen sprechen auch nicht zugunsten jener Ansicht; denn hier treten, wie vorher erwähnt, nicht selten zwei-, sogar dreicilige Schwärmer auf, so daß THAXTER sogar 2 Cilien typisch für diese Pilze ansah. Vergleiche gerade hier auch die Bemerkungen von PETERSEN (1910). Auch kann nicht geleugnet werden, daß die amöboide Beweglichkeit der Sporen jener mit einer Cilie versehenen

Pilze durch Anpassung an gleichartige äußere Lebensbedingungen erworben sein kann. Gerade bezüglich *Blastocladia* und *Gonapodya* erscheint eine kriechende Fortbewegung der Sporen oft als das einzigste Mittel, um sich aus der die Oberfläche der Nährsubstrate bedeckenden Hülle anderer Organismen zu befreien, um das freie Wasser oder umgekehrt das Nährsubstrat zu erreichen. So ist es bemerkenswert, daß z. B. unter den Chytridineen *Amoebochytrium* mit seinen nach den vorliegenden Untersuchungen ganz cilienfreien, aber stark amöboid beweglichen Zoosporen in der Gallert-hülle von *Chaetophora*-Arten lebt. Aus solchen Erwägungen heraus würde also die übereinstimmende Beschaffenheit der Zoosporen dieser Pilze auch hier keine phylogenetischen Schlüsse zulassen, wenn sie nicht durch andere übereinstimmende Merkmale der einciligen Formen erhöhte Bedeutung gewännen. Auf eine wichtige Uebereinstimmung zwischen ihnen ist nun vor allem durch PETERSEN (1910) aufmerksam gemacht worden durch seinen Hinweis, daß ihnen sämtlich die Cellulose fehle, während sich die zweiciligen Pilze bei Anwendung von Chlorzinkjod deutlich blau färben. PETERSEN spricht die Vermutung aus, daß dieser Unterschied in ihrem Verhalten gegenüber den Cellulosereagentien vielleicht für alle ein- und zweiciligen Pilze gelte. Daß *Monoblepharis* keine Cellulosereaktion zeigt, ist schon von LAGERHEIM (1900) nachgewiesen worden. PETERSEN zeigte dasselbe bei *Gonapodya* und *Blastocladia*. Auch bei *Allomyces* färben sich die Membranen nach BUTLER bei Zusatz von Chlorzinkjod nur gelb, und eine bestimmte Cellulosereaktion hat auch BARRETT vermißt, wenn er freilich auch sehr selten eine Spur einer bläulichen Färbung beobachtete. Ich habe die Reaktionen für alle diese Pilze außer bei *Allomyces* ferner auch bei *Macrochytrium* als einer zweifelhaften Chytridinee, und unter den zweiciligen Formen bei *Rhipidium*, *Pythiogeton* und *Pythiomorpha* nachgeprüft und kann die Angaben von PETERSEN nur bestätigen, wenn sich auch herausstellte, daß wenigstens bei *Rhipidium* gewisse Teile, so die Strikturen, die Blaufärbung nicht zeigten.

Es können freilich auch hier sekundäre biologische Anpassungen vorliegen, wie PETERSEN selbst hervorhebt, insofern z. B. ein endophytisches Leben mehr die Bildung von Cellulose, ein ektophytisches dagegen mehr diejenige anderer Substanzen begünstigt. Die vorhin

erwähnten Pilze mit ein- oder zweicilligen Schwärmsporen leben aber alle unter annähernd gleichen Bedingungen auf der Oberfläche wachsender Vegetabilien, so daß dieser Unterschied in der Zusammensetzung ihrer Membranen sich nur schwer auf verschiedenartige äußere Einflüsse zurückführen läßt. Auch BUTLER hat auf die eventuelle phylogenetische Bedeutung des Cellulosemangels der eincilligen Formen gelegentlich hingewiesen. Das Vorhandensein einer Cilie und der Cellulosemangel sind Charaktere, die unter den höheren submersen Phycomyceten nur den Monoblepharidiineen, der Gattung *Gonapodya* und den Blastocladiaceen zukommen. Hierzu gesellt sich die bei *Allomyces* öfter beobachtete schaumige Beschaffenheit des Protoplasmas, die für *Monoblepharis* charakteristisch ist, aber auch bei *Gonapodya* wiederkehrt, während sie bei zweicilligen Formen nicht vorkommt.

Andere Hinweise auf die Monoblepharidiineen, freilich auch auf die Leptomitaceen, finden wir bei *Allomyces* und *Blastocladia fostrata* in der sympodialen Gliederung der Sporangien- bzw. Oogonstände; ferner in der bei dem ersteren, selten auch bei dem letzteren beobachteten interkalaren Bildung der Sporangien. Die in Fig. 8 von BUTLER dargestellten, oft seitlich schnabelartig verwachsenden Sporangien erinnern täuschend an *Monoblepharis*-Arten.

Neben diesen interkalar entstehenden Sporangien kommen bei *B. prolifera* Einschachtelungen vor, die auch bei einer zweifelhaften *Monoblepharis* auftreten, aber für *Gonapodya* typisch sind.

Ganz isoliert erscheinen aber die Blastocladiaceen wegen ihrer Dauersporen, die noch dazu in zwei Formen auftreten, da sie reif entweder mit der äußeren Hülle abfallen oder sich aus dieser lösen, so daß diese am Mycel sitzen bleibt.

Daß freilich zwischen diesen beiden Formen kein großer Gegensatz besteht, zeigt sowohl ihr Auftreten bei Arten derselben Gattung wie der Umstand, daß sie bei derselben Art nebeneinander vorkommen, wie BUTLER von *Allomyces arbuscula* gezeigt hat. Soweit mir bekannt, haben sich über die phylogenetische Bedeutung der Dauersporen nur THAXTER, ich selbst und BUTLER ausgesprochen. Der erstere (1896), dem *Blastocladia*-Arten mit herausfallenden Sporen noch nicht bekannt waren, vergleicht sie mit den Konidien der Peronosporeen. Ich selbst (1912, S. 602) habe dann

nach dem Auffinden von *Blastocladia rostrata* die Dauersporen als Oogonien angesehen, die herausfallenden Innenteile also als Oosporen und die zurückbleibenden leeren Hüllen als die Oogonwände. Zu dieser Deutung gab gerade die Beobachtung des Herausfallens wie auch der ohne diese Deutung schwer verständliche Bau der Membranen¹⁾ die Veranlassung; dazu kam, daß ja parthenogenetisch erzeugte Oosporen bei den Saprolegniineen in weiter Verbreitung sind und Oosporen und Oogonien zuweilen, wie z. B. bei dem später zu beschreibenden *Pythiogeton* miteinander derart verwachsen, daß beide nicht voneinander zu trennen sind. Unter den Leptomitaceen besaß ferner die von mir gefundene *Apodachlya punctata* vor allem in der Membranstruktur ganz ähnliche Dauersporen, die sich auch als Oogonien mit einzelnen Oosporen ansehen ließen (1912 S. 586).

Bei dieser Deutung der Dauersporen als Oogonien ließen sich nun aber die sterilen Haarbildungen von *Blastocladia Pringsheimii* als umgewandelte Nebenäste auffassen. Daß auch hierfür mehrere Umstände zu sprechen scheinen, ist schon im Text hervorgehoben worden.

Für verwandtschaftliche Beziehungen zu den Saprolegniineen, speziell zu den Leptomitaceen, spricht aber ferner die Gliederung des Thallus in eine Basalzelle und die von ihr entspringenden fertilen Hyphen, die vor allem für *Rhipidium*, aber auch für andere Leptomitaceen ungemein charakteristisch ist. Hierzu kommt die hier ebenfalls wiederkehrende sympodiale Gliederung der Sporangienstände wie die Einschachtelungen der Sporangien bei *Blastocladia prolifera*, die ja bei den Saprolegniaceen häufig wiederkehren.

Nun aber ist den Dauersporen durch BUTLER (1911) eine andere Deutung gegeben worden. Allerdings sieht auch er in ihnen parthenogenetisch erzeugte Oosporen, nur mit dem Unterschied, daß er sie auf *Monoblepharis*-ähnliche Formen zurückführt. Er weist

1) Die Annahme, daß die auffällige Struktur der Membran der Dauersporen auf der Verwachsung zweier Häute beruht, nämlich derjenigen einer Spore und ihrer Mutterzelle, haben, wie mir scheint, die Beobachtungen BUTLERS und BARRETTs endgültig bestätigt. Denn nach ersterem werden bei *Allomyces arbuscula* die bei *Blastocladia rostrata* herausfallenden „Innenteile“ zuweilen ganz frei im Zellinnern gebildet und die von letzterem mit dem Mikrotom hergestellten Schnitte (vgl. die Fig. 17, Taf. 18) lassen wohl kaum eine andere Deutung zu, als daß hier eine mit warzigen Vorsprüngen versehene Spore mit der Membran ihrer Mutterzelle verwachsen ist.

hierbei auf *Monoblepharis brachyandra* hin, bei der sich nämlich die Oosporen zuweilen ohne Befruchtung entwickeln können und im Oogon liegen bleiben, der offene Scheitel aber ein eventuelles Herausfallen ermöglicht. Daß diese Deutung der Dauersporen tatsächlich viel für sich hat, ist nicht zu leugnen. Ja die in wichtigen Punkten, vor allem der Beschaffenheit der Zoosporen wie dem Cellulosemangel zweifellos größeren Uebereinstimmungen zwischen den Blastocladiaceen und den Monoblepharidiineen als zwischen den ersteren und den Leptomitaceen spricht sicher zu ihren Gunsten. Leider hat sich BUTLER nicht über die Haarbildungen bei *Blastocladia Pringsheimii* ausgesprochen, die dann als Neubildungen betrachtet werden müßten und es ja auch sein können. Neue Funde werden hoffentlich bald hierüber Klarheit schaffen.

Wichtig bei der Frage der größeren Verwandtschaft zu den Monoblepharidiineen oder zu den Leptomitaceen ist auch die Stellung, die man der Gattung *Gonapodya* zuschreibt. Denn diese Gattung besitzt die charakteristische, mit Einschnürungen verbundene Segmentierung der Leptomitaceen, sonst aber mit den Monoblepharidiineen viele gemeinsame Züge. Würde diese Gattung tatsächlich zu den letzteren gestellt werden müssen oder wenigstens in deren Nähe, so würde die bei *Allomyces* beobachtete ähnliche Gliederung der Hyphen sich auch auf *Monoblepharis* ähnliche Formen zurückführen lassen, während sie sonst mehr auf Beziehungen der Blastocladiaceen zu den Leptomitaceen hinweisen würde. Nun aber sprechen tatsächlich viele Gründe für eine nähere Verwandtschaft zwischen *Gonapodya* und *Monoblepharis* ähnlichen Formen. Diese nachzuweisen hat sich vor allem BUTLER bemüht. Sie besteht ja, wie früher angegeben, vor allem in der Beschaffenheit der Zoosporen, wie in dem Cellulosemangel der Hyphen. Die 1904 ausgesprochene Hoffnung BUTLERS, daß es gelingen würde, die früher von CORNU angegebene Befruchtung durch Spermatozoiden zu bestätigen, hat sich freilich nicht erfüllt. Auch ich habe mich bisher vergeblich bemüht, solche Vorgänge festzustellen, möchte aber hinzufügen, daß ich bei *Gonapodya polymorpha*, deren Sporen in zwei, aber durch Uebergänge miteinander verbundenen Größenformen vorkommen, mehrfach beobachtet habe, daß größere Sporen von den kleineren oft dicht derart umgeben waren, daß die Präparate durchaus den Anschein von Verschmelzungsvorgängen er-

weckten, ohne daß mir aber der bestimmte Nachweis gelingen wollte. Hervorheben möchte ich aber, daß nach einigen neueren Beobachtungen von mir die Hyphen von *Gonapodya siliquiformis* oft ganz typisch das charakteristische netzige Plasma von *Monoblepharis* zeigten. Erwähnt sei auch, daß der Sporenaustritt bei beiden Gattungen in ganz ähnlicher Weise erfolgt, indem die Cilie der austretenden Spore mit der nachfolgenden verklebt erscheint, so daß der Eindruck entsteht, daß die ersteren die folgenden herausziehen. So liegen tatsächlich mannigfache Gründe vor, *Gonapodya* in die Nähe der *Monoblepharidiineen* zu stellen und von den *Leptomitaceen* wegzurücken trotz der gerade für diese charakteristischen Segmentierung. Auch PETERSEN weist den *Gonapodyineen* diese Stellung zu. Dürfen wir aber in die Nähe der *Monoblepharidiineen* solche Formen wie *Gonapodya* mit ausgesprochener Segmentierung der Hyphen stellen, so braucht diese bei *Allomyces*, einer typischen Gattung der *Blastocladiä*-Gruppe, nicht mehr auf direkte verwandtschaftliche Beziehungen dieser Pilze zu den *Leptomitaceen* hinzuweisen.

Zusammengefaßt, sprechen also gewichtige Gründe für eine nähere Verwandtschaft der mit einer Cilie versehenen Formen (BUTLER und PETERSEN) und auch dafür, daß die *Blastocladiaceen* vor allem auf die *Monoblepharidiineen* (mit *Gonapodya*) oder diesen verwandte Pilze als nächste Verwandte hinweisen. Erst in zweiter Linie folgen die *Leptomitaceen*. Allerdings muß hervorgehoben werden, daß bei dieser Stellungnahme bezüglich der Verwandtschaftsverhältnisse der *Blastocladiaceen* vor allem die den Dauersporen durch BUTLER zugeschriebene Deutung eine wichtige Rolle spielt und daß diese auch einer anderen Auslegung als Oogonien im Sinne der *Leptomitaceen* fähig sind. Dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse scheint aber mehr die erstere Ansicht zu entsprechen.

Zu dieser Auffassung der *Monoblepharidiineen* oder besser ihnen nahestehender Pilze als Ausgangspunkt der im Wasser lebenden *Phycomyceten* ist vor allem BUTLER gekommen; bezüglich der Abstammung der *Blastocladiaceen* scheint er aber die *Leptomitaceen* als Zwischenglieder dieser Abstammung anzusehen, da er *Allomyces* (also damit auch die *Blastocladiaceen*) als ein abgewichenen Glied der *Leptomitaceen* bezeichnet. Nun lassen sich diese durch *Gonapodya* wegen der gemeinsamen Segmentierung freilich auch

wohl mit den Monoblepharidiineen verknüpfen. Sie scheinen mir aber dann eine selbständige Reihe neben den Blastocladiaceen mit den Monoblepharidiineen als gemeinsamem Ausgangspunkt zu sein, vorausgesetzt, daß nicht neuere Funde die von mir gegebene Deutung der Dauersporen der Blastocladiaceen bestätigen sollten.

Eine bestimmte Entscheidung bezüglich der systematischen Stellung der Pilze der Blastocladia-Gruppe können die vorstehenden Erörterungen nicht bringen. Es sei nur flüchtig z. B. auch darauf hingewiesen, daß, wie bei anderen Gruppen von „Wasserpilzen“, auch bei den Blastocladiaceen eine direkte Abstammung von Algen, speziell den Siphoneen, möglich wäre. Doch soll hier nicht näher darauf eingegangen werden. Bei der immerhin noch bestehenden Unsicherheit in der Frage der Verwandtschaftsverhältnisse ist die diesen Pilzen von PETERSEN gegebene Stellung vielleicht die angemessenste, der ich mich auch anschließen möchte. Derselbe stellt nämlich die Blastocladiaceen in eine besondere, den Saprolegniineen und Monoblepharidiineen gleichwertige Reihe, die Blastocladiineen. Diese würden dann nur die Familie der Blastocladiaceen mit den Gattungen *Blastocladia* und *Allomyces* umfassen.

Zum Schluß möge eine Uebersicht über die Blastocladiineen, ihre Gattungen und Arten folgen.

Blastocladiineen.

PETERSEN, Ann. myc., Vol. 8, 1910, p. 494.

Thallus einzellig oder mit Pseudosepten, die aber dann meist durchbrochen sind, ziemlich reich gegliedert, meist in eine Haupt- und Nebenachsen zerfallend und zuweilen sterile dünne Fäden von unbestimmter Funktion tragend. Verzweigung dichotom oder nahezu doldig, oft aber ganz unregelmäßig, in der Fortpflanzungsregion oft deutlich sympodial. Strikturen zuweilen (*Allomyces*) vorhanden. Cellulose nicht nachweisbar. Ungeschlechtliche Vermehrung durch in Sporangien gebildete Zoosporen und Dauerzellen. Zoosporen typisch mit einer Cilie, hyalin, aber mit einigen Körnchen, ferner mit zentralem Reservestoff(?)-Körper und dem von diesem umfaßten, im Hinterende nahe der Ursprungsstelle der Cilie gelegenen Zellkern, auffallend amöboid, mit einer Schwärmperiode (monoplanetisch), nach dem Umherschwärmen unter Auswachsen zu der Hauptachse mit Keimschlauch keimend. Dauerzellen in ihrer Bildung und Stellung

mit den Sporangien übereinstimmend, mit einer sehr charakteristischen, wohl stets aus 3 Schichten bestehenden Membran, deren mittlere von ziemlich regelmäßig verteilten Poren durchsetzt ist, wodurch die reife Dauerzelle fein punktiert erscheint, im Innern mit Fetttropfen; reif fallen die Dauerzellen entweder als Ganzes ab, oder aber die von den beiden inneren Membranschichten umhüllten Plasmakörper fallen aus ihrer äußeren Hüllenmembran durch einen Querriß dieser hervor; diese heraustretenden Innenteile (Dauersporen) können bei *Allomyces* auch frei im Innern gebildet werden. Dauerzellen reif mit Sporen keimend.

Saprophytisch vor allem auf pflanzlichen, aber auch auf tierischen Substraten vorkommende Pilze.

Einzige Familie: *Blastocladiaceae* mit den Gattungen *Blastocladia* und *Allomyces*.

a) *Blastocladia* REINSCH,

Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 9, 1878, S. 298.

Thallus einzellig, ohne Pseudosepten, oft aus einer einfachen und dann oft monströs blasig angeschwollenen Hauptachse bestehend, die direkt die Sporangien und Dauerzellen trägt und im Substrat mit zahlreichen Rhizoiden befestigt ist; oder die Hauptachse weniger auffällig entwickelt, mehr zylindrisch, apikal sich nach kürzerem oder längerem Verlauf in zwei oder mehrere, sich zuweilen auch wieder verzweigende und oft terminal kopfig anschwellende Aeste auflösend, die ihrerseits erst Träger der Fruktifikationsorgane sind. Sporangien terminal, dann oft deutlich sympodial gegliederte Stände bildend, durch Verkürzung der sie tragenden Fadenstücke aber auch dicht gedrängt nebeneinander, bei einer Art durch Durchwachsung erneuert, meist gestreckt-spindelförmig, mit einer Entleerungspapille, letztere mit einem zentripetal weit vorspringenden Quellungskegel. Dauerzellen wie die Sporangien entstehend und von ihrer Stellung meist nahezu eiförmig, mit breiter Basis aufsitzend, mit mehr oder weniger deutlicher Punktierung, als Ganzes abfallend oder die Innenteile (Dauersporen) sich nachträglich von der ihnen anfänglich dicht anliegenden Außenschicht lösend und durch einen Querriß dieser herausfallend; alles übrige siehe vorher.

Vier auf pflanzlichen Substraten wachsende Arten.

1. *Blastocladia Pringsheimii* REINSCH,

Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 11, 1878, S. 298, Taf. 16, Fig. 1—10. — THAXTER, Bot. Gaz., Vol. 21, p. 45, Taf. 5, Fig. 1—3. — V. MINDEN, in LINDAU, Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, Bd. 5, 1912, S. 603. — PETERSEN, Ann. myc., 1910, p. 532, Fig. 10.

Thallus in Form und Größe sehr variabel. Hauptachse meist sehr kräftig, 30—130 μ Durchmesser, entweder einfach und dann oft in Form einer großen gestielten derbwandigen Blase oder aber mehr zylindrisch, schlauchförmig und dann oft mehrfach hintereinander unregelmäßig, zuweilen dichotom oder wirtelig verzweigt mit oft kopfig angeschwollenen Enden; im Substrat mit reich verästelten Rhizoiden so fest verankert, daß das Herausreißen der Pflänzchen aus diesem mit fühlbarem Widerstand verbunden ist; Membran derb, etwa 8 μ dick; im Innern meist zahlreiche große, auffallende Fetttropfen. Sporangien meist dicht gedrängt auf dem oft kopfig angeschwollenen Scheitel der Hauptachse und ihrer Verzweigungen; selten besitzen die sie tragenden Aeste Andeutungen sympodialer Gliederung; sie sind meist gestreckt-spindelförmig oder fast zylindrisch bis keulenförmig, seltener mehr gedrunken oder sogar kugelig; auch in der Größe sehr wechselnd, bis 200 μ lang und 40 μ breit; am Scheitel zur Zeit der Reife mit einem sehr auffälligen, oft weit zentripetal vorragenden Quellungskegel. Schwärmsporen siehe Gattungsmerkmale. Dauerzellen wesentlich kleiner als die Sporangien, umgekehrt eiförmig bis ellipsoidisch, mit breit abgerundetem Scheitel, seltener kugelig oder gestreckt; mit derber, außen glatter, aber deutlich punktierter Membran, im Innern mit einigen Fetttropfen, als Ganzes abfallend unter Zurücklassen deutlich sichtbarer Narben; 50—70 μ lang, 30—50 μ breit; unter Aufplatzen der äußeren Membranschichten keimend. Zwischen den Sporangien und Dauerzellen nicht selten dünne, etwa 500 μ lange und 5—6 μ breite, sterile Fäden. Geschlechtsorgane nicht vorhanden.

Auf untergetauchten faulenden Früchten, Zweigen usw. sehr verbreitet; Hamburg, Breslau usw. Auch aus Dänemark und Nordamerika bekannt.

2. *Blastocladia rostrata* v. MINDEN n. sp.

Vorläufige Diagnose in LINDAU, Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, v. MINDEN, Saprolegniineae S. 604.

Hauptachse mit Aesten etwa 1—1,5 mm lang, mehr oder weniger breit-zylindrisch, nicht blasig erweitert, am oberen Ende gabelig ver-

zweigt oder sich in unregelmäßig gestellte Aeste auflösend, die ihrerseits meist reich verzweigt sind, aber an ihren freien Enden nicht kopfig anschwellen. Sterile Fäden fehlen. Sporangien meist länger als die Dauersporen, in meist sehr deutlich wickeliger oder schraubeliger Anordnung, in der Form zylindrisch bis spindelförmig; 70—100 μ lang, 20—30 μ breit. Dauerzellen ellipsoidisch, größte Breite etwa in der Mitte, mit breiter, wenn auch verschmälterter Basis aufsitzend; oberes Ende meist schnabelartig vorgezogen, wenn auch am Scheitel abgerundet; durchschnittlich 40 μ lang und 25 μ breit, aber auch 53 μ lang und 30 μ breit; Membran mäßig stark, aber sehr deutlich punktiert. Oft finden sich die Dauerzellen in großen Mengen mit nur wenigen oder ganz fehlenden einfachen Sporangien, zuweilen sind aber diese allein oder in Uebersahl vorhanden, wobei offenbar die Bildung beider Sporangienarten von äußeren Bedingungen abhängig ist. Bei der Reife der Dauerzellen trennen sich die Schichten ihrer Membran voneinander, derart, daß der lebende Plasmakörper, von der inneren, außen warzig rauhen Schicht umhüllt, aus der glatten, äußeren, zurückbleibenden Hülle durch einen Querriß herausfällt.

Dichte weißliche, ziemlich lockere, mehr oder weniger ausgebreitete Rasen auf der Oberfläche von Früchten bildend; in den Gräben und größeren, zum Teil direkt mit der Elbe in Verbindung stehenden Wasserläufen der Insel Waltershof, sowie in Waldteichen in Wohldorf bei Hamburg.

3. *Blastocladia ramosa* THAXTER,

Bot. Gaz., Vol. 21, Taf. 3, Fig. 14—16.

In allen Teilen kleiner als die vorstehenden Arten: Hauptachse 14—20 μ breit, ganze Pflanze 260—600 μ hoch, Sporangien 30 μ lang, 15 μ breit; Dauerzellen 30 μ lang, 11 μ breit (diese Maße nach THAXTER; ob sie für die Sporangien stimmen, erscheint fraglich, da THAXTER nach vorstehendem vielleicht nicht scharf zwischen den Sporangien und den Dauerzellen unterschieden hat; ich selbst habe Messungen versäumt). Gestaltung der Hauptachse und Verzweigung wie vorher; Sporangien und Dauerzellen oft regelmäßig sympodial gegliederte Stände bildend, nur an den Zweigenden büschelig gedrängt. Sporangien eiförmig oder mehr oder weniger zylindrisch, mit oft vorspringender Entleerungspapille, nicht wesentlich länger

als die Dauersporen, aber meist gestreckter als diese. Letztere oft in sehr großer Zahl gebildet, ellipsoidisch oder umgekehrt-eiförmig, mit breiter, verschmälelter Basis aufsitzend und mit breit abgerundetem Scheitel, mit kaum sichtbarer Punktierung der Membran, die nicht viel dicker als die der einfachen Sporangien ist; im Innern mit öligen Massen.

Weißliche Rasen auf der Oberfläche faulender untergetauchter Früchte bildend; in einem Moorsee des Großherzogtums Oldenburg; von THAXTER in Nordamerika in einem mit *Sphagnum* bewachsenen Sumpf gefunden.

4. *Blastocladia prolifera* v. MINDEN n. sp.

Vorläufige Diagnose in LINDAU, Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, v. MINDEN, Saprolegniineae, S. 606.

Hauptachse bei kräftiger Ausbildung $170\ \mu$ lang und $80\ \mu$ breit, meist breit-zylindrisch, terminal in mehr oder weniger zahlreiche, unregelmäßig gestellte Aeste auslaufend, die zahlreiche Sporangien tragen. Sporangien zylindrisch, oft gekrümmt, mit breiter Basis aufsitzend, an der Spitze sich meist etwas verschmälernd und hier mit stumpflich vorragender Entleerungswarze wie mit einem nach innen kegelförmig vorspringenden Cellulosezapfen; $80-150\ \mu$ lang, $15-30\ \mu$ breit. Schwärmer und Entleerung wie vorher; Sporangien nach der Entleerung aber durchwachsend, oft mehrmals (bis 5mal) nacheinander, dann ineinander geschachtelt wie bei *Saprolegnia*-Arten. Dauerzustände nicht beobachtet.

Auf abgestorbenen pflanzlichen Substraten in der Dovor-Elbe bei Wilhelmsburg bei Hamburg.

b) *Allomyces* BUTLER.

Ann. of Bot., Vol. 25, 1911, p. 1023.

Thallus durch Pseudosepten und Einschnürungen in Segmente gegliedert, aus einer Hauptachse bestehend, von der basal zahlreiche Rhizoiden entspringen, die apikal aber zu zweien oder mehreren nebeneinander stehende Aeste trägt, die die Fruktifikationsorgane tragen und selbst wieder dichotom oder doldig verzweigt sein können. Pseudosepten meist durchbrochen. Sporangien terminal und dann oft sympodial gegliederte Stände bildend oder aber interkalar gebildet, und dann in kettenförmigen Reihen auftretend; meist breit-ellipsoidisch bis eiförmig, mit 1—8 Entleerungspapillen, letztere ohne zentripetal vorspringenden Quellungskegel. Dauerzellen wie

vorher, aber stets mit deutlich punktierter Membran, und Dauersporen zuweilen frei in ihrem Innern gebildet.

Eine oder 2 auf tierischen Substraten wachsende Arten:

1. *Allomyces arbuscula* BUTLER,

l. c. p. 1023, Fig. 1—18.

Basalzelle 100—200 μ lang, 60—100 μ breit; Segmente der von ihr ausgehenden, die Fruktifikationsorgane tragenden Aeste bis zu 250 μ lang und 15—25 μ breit. Sporangien breit-ellipsoidisch oder eiförmig, mit breiter Basis aufsitzend, 40—70 μ lang und 30—40 μ breit, bei apikaler Entstehung auch tonnenförmig; mit 1—4 Entleerungspapillen. Dauerzellen eiförmig, mit abgerundetem Scheitel und breiter Basis, als Ganzes abfallend oder aber ihr von einer zweischichtigen, braunen Wandung umhüllter Plasmakörper aus der äußeren Hüllmembran herausfallend und dann sogar vorher zuweilen ganz frei innerhalb dieser gebildet; 40—60 μ lang und 30—40 μ breit; Keimung nicht beobachtet.

Auf toten Fliegen usw. bei Pusa (Indien) in stillen und fließenden Gewässern.

2. *Allomyces strangulata* (BARRETT) V. MINDEN n. sp.

Blastocladia strangulata BARRETT, Bot. Gaz., Vol. 54, 1912, p. 353, Taf. 18—20.

Basalzelle in der Form und Verzweigung wie vorher; 40—100 μ breit. Sporangien eiförmig bis fast kugelig, einzeln oder interkalar in kettenförmigen Reihen wie vorher, im letzteren Falle tonnenförmig, 50—63 μ lang, 40—52 μ breit, mit 1—8 Entleerungspapillen. Dauerzellen breit-ellipsoidisch bis eiförmig mit abgerundetem Scheitel und breiter Basis aufsitzend, als Ganzes abfallend, mit orangefarbener Membran (die mittlere Schicht); etwa 45 μ breit und 35 μ lang.

Einmal an einer Blattlaus in einem mit Wasser gefülltem Gefäß gefunden, in dem sich aus einem fast ausgetrockneten Sumpf bei Ithaka (Nordamerika) entnommene Erde fand, aber von BARRETT rein kultiviert. Es ist schon vorher erwähnt, daß beide Formen wahrscheinlich identisch sind.

V. *Saprolegnia curvata* V. MINDEN n. sp.

Auf dem Laich einer *Valvata spec.* fand ich eine Saprolegniacee, die in mancher Beziehung Beachtung verdient. Der Laich besteht aus kugeligen, etwa 1,5 mm im Durchmesser betragenden

Gallertmassen, die von einer derben, kutikularen Haut umgeben sind. Im Juli und August treten diese Laichkörper im Köhlbrand, einem Elbarm auf der Insel Waltershof, an mehreren dort wachsenden Wasserpflanzen auf, an deren Stengeln und Blättern sie in wechselnder Menge, oft aber ziemlich zahlreich, festkleben. Auf den Pilz wurde ich erst dadurch aufmerksam, daß an den Gallertkugeln dieser Pflanzen, die ich gesammelt und in ein Gefäß übertragen hatte, einige Tage später weißliche, büschelig gedrängte Fäden sichtbar wurden, die mit den Gallertkugeln selbst auffallend an eine Hydra erinnerten, die ebenfalls in größter Menge die Pflanzen bedeckte. Bei der Untersuchung erwiesen sich die Fäden als eine Saprolegniacee, die im folgenden beschrieben werden soll.

Das Mycel besteht aus einem extra- und einem intramatrikalen Teil. Der letztere ist ein sehr reich verzweigtes, engmaschiges Hyphengeflecht (Taf. V Fig. 43) das vornehmlich der kutikularen Haut der Gallertkörper anliegt, dessen Fäden aber auch, wenn auch in geringerer Zahl, in die zentralen Teile der Gallertklumpen wie auch in die toten Körper der Schneckenembryonen eingedrungen waren. Daraus, daß diese nicht selten in ihren Eihüllen noch in lebhafter Bewegung waren, wenn die Pilzhypen die Gallertmasse schon durchsetzten und schon Sporenbildung eingetreten war, könnte der Schluß gezogen werden, daß der Pilz parasitisch lebt. Notwendig ist diese Folgerung aber deswegen nicht, als die Gallertmasse selbst ja eine tote Substanz ist. Es ließ sich aber feststellen, daß diese Fäden die Eihüllen noch zu Lebzeiten der von ihnen eingeschlossenen Embryonen durchdrangen, und ferner, daß diese später abgestorben waren. Die parasitäre Natur des Pilzes erscheint daher sehr wahrscheinlich. Volle Sicherheit würden allerdings auch hier nur Infektionsversuche geben können.

Von dem intramatrikalen Mycel gehen nicht nach allen Seiten der Gallertkugel, sondern nur an einer beschränkten Stelle dieser die extramatrikalen Hypen aus, die hier die feste Cuticula durchbohren (Taf. V Fig. 38). Diese sind im Gegensatz zu den intramatrikalen Hypen ganz unverzweigte, straff abstehende, gerade, bis etwa 1 mm lange und bis 50 μ dicke, oft nach der Spitze zu sich verbreiternde Schläuche.

Im Innern sind sie mit einem feinkörnigen Plasma erfüllt, nach außen durch doppelt konturierte Membranen begrenzt. Die Ent-

wicklung der Sporangien erfolgt in gewöhnlicher Weise. Diese sind zylindrisch oder schwach spindelförmig, aber in sehr charakteristischer Weise hakenförmig oder sogar spiralig gebogen. Sie haben oft die Form eines Hirtenstabes; seltener sind sie geradegestreckt oder kugelig, oder von mehr unregelmäßiger Gestalt. Reif besitzen sie einen kurz vorspringenden, seitlich verschobenen Entleerungshals. Die Krümmung der Sporangien erstreckt sich nicht selten auch auf das anstoßende Ende der sie tragenden Fäden, meist aber ist sie auf die Sporangien selbst beschränkt. Die Abbildung Taf. V Fig. 38 gibt über die mannigfachen Formen der Sporangien Auskunft. Ich bestimmte hinsichtlich ihrer Länge und Breite folgende Maße: Längen 336, 400, 244 μ , zugehörige größte Breiten 50, 42, 44 μ . Die Schwärmsporen bilden sich im Sporangium in derselben Weise wie bei *Saprolegnia*, treten fertig hervor und schwärmen sofort. Auffallend kurz ist aber die Schwärmzeit, da sie sich meist sofort nach dem Austritt unmittelbar unterhalb ihrer Austrittsstelle an der Wand des Sporangiums, hier oft auch aneinander selbst festsetzen, sich abrunden und nach der Umhüllung mit einer Membran die erste Ruheperiode durchmachen. Seltener entfernen sie sich ein wenig weiter, bleiben aber auch dann an den benachbarten Hyphen oder in der Nähe befindlichen Gegenständen haften. Im Vergleich mit dem Verhalten der Schwärmsporen der Gattung *Saprolegnia* während ihrer ersten Schwärmperiode erscheint diese sehr kurz. Hierin nimmt der Pilz eine mittlere Stellung zwischen dieser Gattung und *Achlya* ein, wenigstens denjenigen Arten der letzteren Gattung, bei denen bei den Schwärmsporen bei ihrem Austreten aus den Sporangien auch Cilien beobachtet wurden. Charakteristisch ist auch die schwerfällige, langsame Bewegung dieser Sporen; der Gestalt nach sind sie birnförmig, mit zwei langen, an dem farblosen Vorderrande in einer kleinen Vertiefung befestigten Cilien; ihr Plasma ist sehr grobkörnig, dunkel; ihr Durchmesser bei beginnender Abrundung nach ihrem Festsetzen 21—23 μ . Die weitere Entwicklung der Schwärmsporen erfolgt ganz wie bei der Gattung *Saprolegnia*, insofern noch ein zweites Schwärmstadium folgt. Während desselben haben sie die für die *Saprolegniaceen* typische nierenförmige Gestalt mit einer seitlichen Einbuchtung, in der die beiden Cilien befestigt sind (Taf. V Fig. 39 a—f). Nach einer längeren Schwärmzeit kommen sie von neuem zur Ruhe, umgeben sich wieder mit einer Membran und keimen. Das zweite

Schwärmstadium kann wegfallen; auch können die Sporen schon im Sporangium keimen. Nach der Entleerung wächst das Hyphenende in das entleerte Sporangium hinein und bildet entweder in ihm oder außerhalb ein neues Sporangium seltener wächst das an das Sporangium angrenzende Hyphenende seitlich aus, wie bei *Achlya*. Noch während der Entleerung der Schwärmsporen macht sich die Bildung der Geschlechtsorgane bemerkbar. Es ist nun bezeichnend, daß diese nie extramatrikal, sondern stets innerhalb der Gallertmasse und der in ihr liegenden Embryonen gebildet werden. Es ist nicht leicht, in dem dichten Hyphengeflecht, vor allem unter der kutikularen Hülle der Laichkörper die Bildung der Sexualorgane und ihren Zusammenhang mit den Hyphen festzustellen; oft ist dies direkt unmöglich. An einzelnen in die Gallertmasse eindringenden Hauptschläuchen waren die Oogonien terminal gebildet; in dieser Weise können sie auch an kürzeren Seitenzweigen entstehen (Taf. V, Fig. 41). Oft sind sie aber ihrer Entstehung nach interkalar, oft zu mehreren hintereinander liegende Anschwellungen gewöhnlicher Hyphen (Taf. V Fig. 42, Textfig. 23). Diese Anschwellungen sind in Form und Größe sehr mannigfach; zuweilen sind sie kaum wesentlich breiter als die Fäden. (Textfig. 23 b), meist stellen sie weitlumige, bis über 90 μ breite Blasen von nahezu kugelig oder aber ganz unregelmäßiger Gestalt dar (Textfig. u. Taf. V Fig. 41 u. 42). Frühzeitig fallen sie durch Plasmareichtum und stärkere Membranen auf. Folgen sie zu mehreren aufeinander, so können sie mit breiter Fläche aneinander grenzen oder aber sich hier dünnfädig verengen. Die Wandung der Oogonien ist glatt und tüpfellos. Die Antheridien scheinen nur terminale Fädenabschnitte zu sein, wenigstens habe ich ihre interkalare Bildung nicht beobachtet, obwohl sie mir vielleicht entgangen sein kann. Ihrer Gestalt nach sind sie meist unregelmäßig zylindrisch oder keulig, zuweilen verzweigt; sie schmiegen sich dicht der Oogonwandung an, diese oft zu vielen überziehend und einhüllend. Befruchtungsschläuche werden nicht gebildet; auch scheint ein Plasmaübertritt nicht stattzufinden, da sie noch scheinbar denselben feinkörnigen Inhalt wie vorher besitzen, wenn die Oosporen schon sichtbar sind. Diese werden in wechselnder Zahl in einem Oogon gebildet, meist aber etwa zu 3—5, aber auch bis 12, wenn auch zuweilen nur 1; sie sind meist genau kugelig, seltener in engen Oogonien mehr gestreckt, durch mehr oder weniger feinkörniges Plasma dunkel ge-

färbt, in der Größe ziemlich wechselnd, etwa 20—37 μ breit, durchschnittlich aber mit einem Durchmesser von etwa 29 μ . Parthenogenetisch erzeugte Oosporen habe ich nicht beobachtet.

Diagnose.

Saprolegnia curvata V. MINDEN n. sp.

Rasen lokal auf den kugeligen gallertigen Laichkörpern des Nährsubstrats und darum von beschränkter Ausdehnung, aus etwa 1 mm langen, bis zu 50 μ dicken, weißlichen, straffen, unverzweigten Schläuchen bestehend; Gallertkugeln mit den ihnen aufsitzenden Schläuchen an eine Hydra erinnernd. Intramatrikale Hyphen zum

Fig. 23 a.

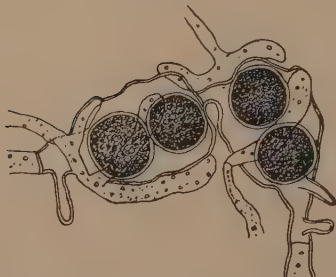


Fig. 23 a. *Saprolegnia curvata*. Zwei interkalare Oogonien mit Antheridien.

Fig. 23 b.



Fig. 23 b. *Saprolegnia curvata*. Interkalare gebildetes Oogon.

Teil nahe der Oberfläche der Laichkörper ein sehr dichtes, verzweigtes Geflecht bildend, zum anderen Teil einzeln in die inneren Teile des Substrats vordringend. Sporangien an den extramatrikalen Schläuchen entstehend, meist zylindrisch oder schwach spindelförmig,

seltener von anderer Form, aber in sehr charakteristischer Weise hakenförmig gebogen, so daß Traghyphen und Sporangien die Form eines Hirtenstabes annehmen; seltener sind die Sporangien sogar spiralig gekrümmt (unter Mitwirkung der Traghyphne) oder aber gerade oder nur schwach gebogen; reif besitzen sie eine vorspringende Entleerungspapille; bis etwa 400 μ lang und bis zu 50 μ breit.

Schwärmer nach ihrem Austreten sehr bald zur Ruhe kommend, weiter auffallend durch ihre Größe (Durchmesser gleich nach ihrer Abrundung 21—23 μ), ihre schwerfälligen Bewegungen und ihr grobkörniges dunkles Plasma, zuerst birnförmig mit 2 langen, an dem farblosen Vorderende in einer kleinen Einsenkung befestigten Cilien; dann, während des zweiten Schwärmstadiums, typisch nierenförmig mit einer seitlichen Einbuchtung und zwei in ihr entspringenden

Cilien. Sekundärsporangien durch Durchwachsung entstehend, wobei Einschachtelungen auftreten; seltener durch seitliche Sprossung.

Geschlechtsorgane nur intramatrikal gebildet. Oogonien entweder terminal an den Hauptschläuchen oder Seitenzweigen dieser entstehend, oder aber interkalar, zuweilen zu mehreren hintereinander gebildet und besonders in letzterem Falle von sehr mannigfacher Form und Größe, bald mehr kugelig, bald mehr gestreckt, meist nur unregelmäßige blasige Erweiterungen der Hyphen; Wandung glatt und tüpfellos. Antheridien terminale (ob immer?) Fadenabschnitte, meist unregelmäßig zylindrisch oder keulig, zuweilen verzweigt, sich der Oogonwandung mit ihrer Längsseite dicht anschmiegend, und diese oft zu mehreren bedeckend, ohne Befruchtungsschläuche. Oosporen in wechselnder Zahl in einem Oogon gebildet, meist 3—5, aber auch bis 12, zuweilen aber nur 1; in der Form meist kugelig, selten ellipsoidisch, mit glatter Membran und dunklerem, feinkörnigem Inhalt. Maße: Oogonien von Fadenbreite bis über 90 μ breit; Oosporen 20—37 μ breit, durchschnittlich mit einem Durchmesser von etwa 29 μ .

Auf den gallertigen kugeligen Laichkörpern einer *Valvata spec.*
In einer Elbbucht der Insel Waltershof bei Hamburg.

VI. *Pythiomorpha gonapodioides* PETERSEN,

Annales mycologici, 1910, Vol. 8, p. 528, Fig. 6 u. 7.

Dieser Pilz ist unlängst von PETERSEN (1910) beschrieben und als einziger Vertreter einer neuen Familie aufgestellt worden. Ich selbst habe ihn seit längeren Jahren häufiger angetroffen und kann seine Beschreibung nach einigen Richtungen hin ergänzen.

Wie PETERSEN beobachtete auch ich den Pilz vor allem auf faulenden Früchten, aber auch an anderen faulenden Pflanzenteilen; am üppigsten entwickelt habe ich ihn im Herbst bis in den Winter hinein beobachtet, aber wohl nur deshalb, weil dann am meisten Früchte in den Gewässern zu finden sind. An der Oberfläche der Substrate bildet er weißliche, flutende, etwa 1 cm abstehende Watten mit reich verzweigten, sich dicht durcheinander wirrenden Hyphen. Diese sind dadurch sehr charakteristisch, daß sie durch unregelmäßige Auftreibungen und Erweiterungen mehr oder weniger regelmäßig knotig gegliedert sind und zudem einen auffällig hyalin glänzenden, nur hier und da kleine Körnchen führenden Inhalt besitzen (Taf. VI, Fig. 45).

Sporangien ließen sich in Verbindung mit diesem Mycel zunächst nicht feststellen. Entfernt man aber diese Watten von der Oberfläche der Früchte und bringt sie in reines Wasser, das öfter erneuert wird, so bilden sich an ihm unverzweigte, zarte Fäden, an deren Enden sich die charakteristischen, gleich zu beschreibenden Sporangien bildeten (Taf. VI Fig. 46). Jene knotig gegliederten Fäden verlieren hier-

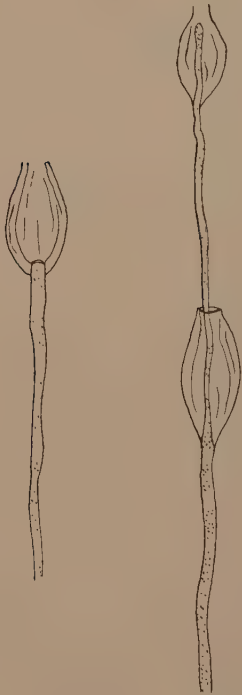


Fig. 24. *Pythiomorpha gonapodioides*. Sporangien, ineinander geschachtelt und von der Traghyph durchwachsen.

bei zugleich ihren glänzenden Inhalt. Auffälligerweise ist dies Mycel von PETERSEN nur intramatrikal beobachtet worden, extramatrikal nur unverzweigte gerade Hyphen. Ich möchte annehmen, da auch ich es nicht immer, vor allem bei dürtiger Entwicklung des Pilzes extramatrikal beobachtete, daß die oberflächliche Ausbildung dieses Mycels von günstigen Ernährungsbedingungen abhängt; sie geschieht dann auf Kosten der Sporangienbildung. Erwähnt muß noch werden, daß die auffällige knotige Gliederung des Mycels nicht immer gleich deutlich ausgesprochen ist. Die Sporangien werden an unverzweigten, ziemlich geraden Fäden gebildet. Sie besitzen eine glatte, dünne Membran und eine meist flaschenförmige oder eiförmige Gestalt mit stumpf abgerundetem, vorspringendem, kürzeren oder längerem terminal stehenden Halse; zuweilen sind sie aber auch mehr gedrunken, nahezu kugelig, oder aber andererseits stark verlängert (Taf. VI, Fig. 47 a—c).

Kurz vor der Entleerung sind die Umrisse der Schwärmer schwach bemerkbar in Form eines feinmaschigen, aus 5—6-eckigen Feldern bestehenden Netzes. In dem feinkörnigen, ziemlich farblosen Plasma liegen ferner in ziemlich regelmäßigen Abständen kleine kontraktile Vakuolen, die der Sporenzahl entsprechen. Die Zeit zwischen zwei aufeinander folgenden Kontraktionen einer Vakuole beträgt nach meinen Beobachtungen etwa 14—18 Sekunden. Es sei hier schon erwähnt, daß auch die Zoosporen während ihres Schwärmens noch diese Vakuole besitzen, daß diese Zeit aber — scheinbar mit dem

Alter der Sporen — zunimmt und schließlich von mir eine Zeitdauer von 30 Sekunden gemessen wurde, während diese beim Beginn ihres Schwärmens etwa 18—20 Sekunden betrug. Nach der Umhüllung mit einer Membran, die auf die Schwärmzeit folgt, war die Vakuole aber nicht mehr erkennbar. PETERSEN hat sie scheinbar nicht bemerkt, da er nichts hierüber erwähnt. In der Entleerungsart der Sporen weichen meine Beobachtungen ferner von denen PETERSENS ab. Dieser gibt nämlich an, daß diese wie bei *Saprolegnia* fertig hervortreten, um dann sofort fortzuschwimmen; eine Blase werde nicht gebildet. Nach meinen Beobachtungen spielt sich die Entleerung in folgender Weise ab: Schon während des Zerfalls der Sporangiumwands sammelt sich im Entleerungshals eine hyaline, nach innen vorspringende Substanz an. Im Augenblick der Entleerung tritt die Sporenmasse, von einer dünnen Haut umgeben, hervor, die sich blasig-kugelig, wie die Figur 47 c Taf. VI zeigt, vorwölbt. Die Blasenwandung erreicht etwa ein Drittel der Länge des Sporangiums, worauf sie zerreißt und nun erst die Sporen entläßt. Daß PETERSEN dieses, wenn auch nur ephemere, Bläschen nicht beobachtete, kann ich mir nur so erklären, daß er nicht das reiche Material besaß, das mir vorlag, und auch daher, daß es oft vorkommt, daß die Blasenwandung früher zerreißt, gleich bei Beginn der Austrittsbewegung, und dann nicht sichtbar wird. Ueberhaupt treten hier nicht selten Unregelmäßigkeiten bei der Entleerung ein, insofern zuweilen der noch formlose Sporangiuminhalt als Ganzes oder teilweise hervortritt, dann aber zerfällt, wie ich wenigstens stets beobachtete. Solche gebräunte, desorganisierte, zum Teil noch im Sporangium steckende Plasmamassen sind nicht selten unter scheinbar ganz normalen Verhältnissen zu beobachten. Nach der Entleerung kollabiert die Membran der Sporangien, die dann auch einen wesentlich geringeren Querdurchmesser als vorher zeigen. Dieser Umstand wie überhaupt die vorher erwähnten Erscheinungen lassen auf einen offenbar von einer Quellschubkraft ausgeübten Innendruck schließen, der sich auch in dem Zurückweichen der Sporenmasse von der Wandung der Sporangien kurz vor ihrer Entleerung äußert. Die Schwärmer bleiben gleich nach dem Zerreißen der Blasenwandung kurze Zeit liegen, um dann wegzuschwimmen. Sie sind hyalin, weißlich und sehr feinkörnig, zuerst unregelmäßig kugelig, nicht selten mit unregelmäßigen Fortsätzen, später birnförmig bis ellipsoidisch, mit meist zugespitztem Vorderende

und 2 zarten, in einer schwachen Einkerbung befestigten Cilien, wie einer kontraktilen Vakuole (Taf. VI Fig. 47 d). Nach kurzem Umherschwärmen kommen sie zur Ruhe, runden sich ab, umgeben sich mit einer Membran und keimen mit einem sich bald verzweigenden Schlauch. Die Sekundärsporangien entstehen als Einschachtelungen in den leeren Hüllen der ihnen voraufgehenden Sporangien; in anderen Fällen werden ihre leeren Hüllen von den Traghyphen durchwachsen, die dann nach kürzerem oder längerem Verlaufe wieder terminal ein Sporangium bilden; nicht selten treten 3—4 Sporangien ineinander geschachtelt auf (Textfig. 24).

Von PETERSEN sind Geschlechtsorgane nicht beobachtet worden. Ich selbst habe ein einziges Mal solche Organe gefunden, deren unmittelbaren Zusammenhang mit dem Sporangien tragenden Mycel ich freilich auch nicht feststellen konnte, die aber in ihm lagen und deren Zugehörigkeit zu diesem Pilz den Umständen nach überaus wahrscheinlich erschien (Taf. VI Fig. 48 a b). Das Präparat war der Oberfläche einer Frucht entnommen, die außer von den vorhin beschriebenen Watten dieses Pilzes mit seinem knotig gegliederten Mycel von den abgestorbenen Schläuchen einer *Saprolegnia*- oder *Achlya*-Art bedeckt war. In diese nun waren die Fäden eines Pilzes hineingewachsen, sie angenähert parallel durchziehend, wobei sie sich reichlich verzweigten und hier und da mit ihren Aesten nach außen traten. Diese Fäden lagen dicht nebeneinander, oft umeinander geschlungen und ebenfalls nicht selten knotig gegliedert. Sie nun trugen die oben erwähnten Organe. Es waren kugelige, an ihrer Basis meist stielartig verschmälerte Organe mit deutlich doppelt konturierter, glatter Membran und viel kleinere keulige oder ellipsoidische, mehr oder weniger breite Antheridien, die stets mit der Basis der Oogonwandung verwachsen, von dem Tragstiel durch eine Membran abgetrennt sind und einen zarten Befruchtungsschlauch in das Oogon senden. Die von mir beobachteten Geschlechtszellen waren noch nicht reif. Da die Oogonien zunächst mit feinen Tröpfchen dicht gefüllt sind, später aber die Oospore durch einen ziemlich weiten Zwischenraum von der Oogonwandung getrennt ist, scheint eine Kontraktion des Plasmas einzutreten. Die näheren Vorgänge habe ich aber nicht beobachten können. Die von mir beobachteten, aber noch nicht ausgereiften Sporen waren kugelig und besaßen eine glatte Membran, wie einen aus zahlreichen Körnchen bestehenden Inhalt. Infolge der dichten Lagerung der die

Geschlechtsorgane tragenden Fäden, ihrer reichen Verzweigung und der Umhüllung mit den bräunlichen Inhaltsresten der von ihnen durchzogenen Schläuche ließ sich der Ursprung jener Hyphen nur auf kleineren Strecken feststellen. Sicher sind die die Antheridien tragenden Nebenäste zum Teil androgynen, aber wohl auch diklinen Ursprungs. Die intramatrikale Bildung der Geschlechtsorgane scheint eine Bedingung ihrer Entstehung zu sein, da sich nicht in allen Fällen in ihrer Umgebung die Reste von Saprolegniaceenschläuchen feststellen ließen.

Ueber die Gründe, den Pilz in eine besondere Familie, die Pythiomorphaceen, zu stellen, hat sich PETERSEN nicht besonders ausgesprochen. Tatsächlich nimmt er in manchen Punkten eine Mittelstellung ein. So erinnert das Mycel in seiner Wuchsart, der geringen Breite seiner Fäden an *Pythium*. Die Sporangien sind, worauf auch PETERSEN aufmerksam macht, denen von *Pythium proliferum* in Form und ihrer Neubildung als Einschachtelungen ähnelnd ähnlich. Wenn ferner die vorhin beschriebenen Geschlechtsorgane wirklich hierher gehören, was wahrscheinlich ist, so liegt ein weiterer Grund vor, den Pilz zu den Pythiaceen zu stellen, da hier die Entwicklung wenigstens ähnlich zu sein scheint. Abweichend verhält sich freilich die Entleerung der Sporangien, denn *Pythium* ist dadurch ausgezeichnet, daß der Sporangieninhalt als formlose Masse austritt, die dann vor der Sporangienmündung innerhalb einer Blase erst in die Sporen zerfällt, während hier ja die Bildung der Sporen schon im Sporangium stattfindet. Es fragt sich nun aber, ob diesem Unterschied in der Entstehung der Schwärmer ein größerer systematischer Wert beizulegen ist. So sei daran erinnert, daß unter den Chytridiineen, bei denen die Sporen fertig hervortreten, *Rhizidiomyces* sich wie *Pythium* verhält. Bei den nachher beschriebenen *Pythiogeton*-Arten kann die Schwärmerbildung auch innerhalb der Sporangien erfolgen, während sie normal vor der Sporangienmündung erfolgt. Bezeichnend ist auch, daß bei *Pythio-morpha* nicht selten, wie bei *Pythium*, der Sporangiuminhalt als formlose Masse hervortritt, wenn er auch dann abzusterben scheint (ob immer?).

Wenn in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Sporenbildung innerhalb der Sporangien erfolgt, so dürfte der Hauptzweck dieser Einrichtung der dadurch den Sporen in höherem Maße ge-

botene Schutz sein. Wenn die *Pythium*-Arten und andere auf dieses Schutzmittel der Entstehung ihrer Sporen innerhalb einer derben Membran verzichten, so werden damit vielleicht andere Vorteile, vielleicht die raschere Versorgung mit Sauerstoff, erreicht. So liegen scheinbar nur Anpassungsmerkmale von geringerer systematischer Bedeutung vor. Auch die Entstehung eines zur Aufnahme der zuerst austretenden Schwärmer dienenden Bläschens rückt den Pilz den Pythiaceen näher. Andererseits finden sich in der Organisation spezielle Hinweise auf Saprolegniineen und unter diesen besonders die Leptomitaceen, so in dem knotig gegliederten Mycel wie in dem wahrscheinlichen Vorkommen von Cellulinkörnern, für welche PETERSEN die in dem Plasma der Hyphen auftretenden und auch von mir beobachteten Körner hält.

Jedenfalls nimmt der Pilz eine Mittelstellung, vor allem zwischen den Leptomitaceen und den Pythiaceen, ein und seine Eigenschaften verbieten, ihn direkt zu einer dieser beiden Pilzgruppen zu stellen, wenn wir deren Charakter nicht unwesentlich verändern wollen. Die von PETERSEN vorgenommene Einordnung in eine besondere Familie der Pythiomorphaceen, die er zwischen die Leptomitaceen und die Pythiaceen stellt, erscheint dem heutigen Stand unserer Kenntnisse nach daher gerechtfertigt.

VII. *Pythium pulchrum* v. MINDEN n. sp.

Diese *Pythium*-Art ist mir mehrfach als Verunreinigung unter Saprolegniaceen begegnet, die auf Ameiseneiern und anderen tierischen Substraten erschienen, die auf Sumpfwasser in der Umgebung Hamburgs ausgesät worden waren. Das Mycel besteht aus etwa 1 cm langen flutenden, ziemlich reichlich verzweigten, etwa 3—5 μ breiten Hyphen mit glänzendem, hyalinen, feinkörnigem Inhalt.

Die primären Sporangien entstehen meist terminal, aber auch interkalar an den Hauptfäden, aber auch kürzeren oder längeren Seitenästen. Die Sekundärsporangien werden nie durch Durchwachsung, sondern interkalar, oft zu mehreren (2—5) in Reihen hintereinander gebildet (Taf. VI Fig. 51, Textfig. 25); zuweilen können sie auch derart entstehen, daß das an das entleerte Sporangium angrenzende Hyphenende seitlich zu einem neuen Sporangium auswächst, zuweilen mehrmals nacheinander, wodurch sich büschelig gehäufte Sporangienstände bilden. Die Form der Sporangien ist meist

ungenähert kugelig bis ellipsoidisch, seltener mehr bauchig-zylindrisch oder unregelmäßig. Bei der Entleerung bildet sich bei terminal gebildeten Sporangien nahe dem Scheitel, sonst seitlich ein kurzer, dünner, schnabelartiger Fortsatz, durch dessen sich öffnende Spitze der Inhalt als formlose Masse, von einer Blase umhüllt, austritt. Gleich nach der Entleerung kollabiert die Sporangiumwandung. Die ausgetretene Plasmamasse zerfällt weiterhin innerhalb der Blase in die Zoosporen (Taf. VI Fig. 49), die nach ihrer Fertigstellung sich zunächst in dieser lebhaft umhertummeln, bis sie durch einen in der Blasenwandung auftretenden Riß entweichen.

Die Schwärmer sind feinkörnig, nierenförmig, aber am vorderen Ende ein wenig verschmälert und besitzen 2 zarte, in einer Einbuchtung gelegene Cilien (Taf. VI, Fig. 50). Bemerkenswert ist eine kontraktile Vakuole, die in Intervallen von 20—30 Sekunden plötzlich verschwindet. Die Bewegung der Sporen ist gleichmäßig, unter Drehung um ihre Längsachse. Nach 10—20 Minuten kommen sie zur Ruhe, runden sich ab und umgeben sich mit einer Membran. Ihre Keimung habe ich nicht beobachtet.

Die geschlechtliche Fortpflanzung trat sehr reichlich zu einer Zeit ein, in der noch nicht alle Sporen aus den Sporangien hervorgetreten waren. Die Oogonien entstehen seltener terminal an den die Sporangien tragenden Fäden oder kürzeren oder längeren Zweigen, meist interkalar, zuweilen zu mehreren hintereinander oder auch unmittelbar unterhalb der entleerten Sporangien (Taf. VI Fig. 52—55, Textfig. 26). Sie sind genau kugelig und besitzen eine glatte Membran und jugendlich einen bräunlichen, grobkörnigen Inhalt. Die Antheridien sind mannigfachen Ursprungs; meist werden sie aber hypogyn derart gebildet, daß sie an der Basis des Oogons oder bei interkalaren Oogonien auch oberhalb dieser als kleine Zellen aus den Tragfaden abgeschnürt werden, die dann durch einen schnabelformigen Fortsatz ihren Inhalt bis auf kleine Restbestandteile in das

Fig. 25.



Fig. 25. *Pythium pulchrum*. Drei entleerte Sporangien.

Fig. 26.



Fig. 26. *Pythium pulchrum*. Unter dem entleerten Sporangium ein Oogon, unter diesem das Antheridium.

Oogon entleeren. Während dieses Vorganges zieht sich das Plasma im Innern des Oogons von seiner Wandung zurück, umgibt sich dann mit einer Membran und bildet sich zur Oospore um. Zwischen der Oogonwandung und der Membran der Oospore bleiben geringe Plasmamengen zurück (das Periplasma DE BARYS). Ihrer Form nach sind die Antheridien fast immer median oder etwas oberhalb der Mitte bauchig erweitert, tonnenförmig, selten kurz-zylindrisch, meist wenig länger als breit, seltener breiter als lang; ihre Länge beträgt etwa 12—13 μ , ihre größte Breite etwa 11—11,5 μ . Die Oosporen liegen locker in den Oogonien; sie sind genau kugelig, mit glatter, gelblich-bräunlicher Membran und körnigem Inhalt; der Durchmesser der Oogonien beträgt 23—31 μ , der der Oosporen 21—27,5 μ ; durchschnittlich sind diese Zahlen etwa 28 μ und 24 μ . Außer diesen hypogynen Antheridien finden sich andere, die an kurzen, unterhalb der Oogonien entspringenden und sich diesen zu-neigenden Seitenzweigen, seltener an längeren Zweigen entfernteren Ursprungs gebildet werden. Die Keimung der Oosporen habe ich nicht beobachtet.

Die charakteristischen Merkmale der vorliegenden Art sind die folgenden: die nicht durchwachsenden, oft reihenweise hintereinander liegenden Sporangien und die oft hypogyn gebildeten, tonnenförmigen, kurzen Antheridien. Infolge der Ausbildung bestimmt geformter Sporangien gehört der Pilz in die Untergattung *Sphaerosporangium* (FISCHER) und innerhalb dieser wegen des Fehlens von Konidien zu der Sektion *Orthosporangium* (FISCHER). Unter den Arten dieser Untergattung steht sie wohl *P. proliferum* DE BARY und vor allem *P. ferax* DE BARY in der Ausbildung ihres Mycel am nächsten; der letzteren gleicht sie auch darin, daß hier überwiegend hypogyne Antheridien gebildet werden. Sie ist aber von beiden durchaus dadurch unterschieden, daß hier eine Durchwachsung der Sporangien und in diese eingeschachtelten Oogonien nie vorkommen. Weiterhin erinnert sie an *P. de Baryanum* HESSE, das, wenn auch gewöhnlich parasitisch, auch saprophytisch, und dann in *Saprolegnia*-ähnlichen Rasen auftreten kann. Daß aber auch diese Art nicht vorliegt, geht aus dem Fehlen von Konidien, dem Vorkommen reihenweise hintereinander gebildeter Sporangien hervor, die bei jener Art schon deswegen nicht möglich sind, weil hier die Tragfäden unter den Sporangien gänzlich entleert zu

werden pflegen; auch die Größenverhältnisse sowie der ganze Habitus sind andere. Auch das von PETERSEN aufgestellte *P. undulatum* (Ann. mycol., 1910, p. 531) ist nicht mit dieser Art identisch, wenn auch die Sporangien zuweilen in Form und Stellung der vorliegenden Art ähneln können. Ziemlich nahe steht die Art aber dem von BUTLER (1907, S. 84) beschriebenen, in Südfrankreich aus Gartenerde gezüchteten *Pythium rostratum*. Bei dieser Art ist aber der Entleerungshals wesentlich länger und auch bei terminal gebildeten Sporangien gewöhnlich ziemlich weit vom Scheitel entfernt. Die Sexualorgane erinnern in Form und Stellung an die vorliegende Art; die Oosporen füllen aber dort das ganze Oogon aus, während sie hier locker in diesem liegen. Auch besitzt *P. rostratum* Konidien, die ich hier nicht beobachtet habe; und ferner sagt BUTLER nichts über die hier so charakteristischen, zu vielen in Reihen hintereinander liegenden oder büschelig gehäuften Sporangien. Die Aufstellung einer neuen Art war deshalb notwendig. Eine kurze Diagnose möge folgen.

Pythium pulchrum v. MINDEN n. sp.

Mycel langfädig, flutend, aus dünnen, 3--5 μ breiten, meist wenig verästelten Hyphen. Sporangien terminal oder interkalar, nicht selten zu vielen in Reihen hintereinander auftretend, oder durch seitliches Auswachsen der Traghyphen büschelig gedrängt nebeneinander, nie durchwachsend; angenähert kugelig oder ellipsoidisch; reif mit nahezu median stehendem oder mehr seitlich liegendem, kurzem Entleerungshals; nach der Entleerung kollabierend. Entleerung der Schwärmer in typischer Form. Schwärmer nierenförmig, schwach körnig mit 2 in einer Einbuchtung befestigten Cilien und einer kontraktilen Vakuole; sich gleichmäßig unter Drehung bewegend.

Oogonien terminal oder interkalar, genau kugelig, mit glatter Membran, Durchmesser durchschnittlich etwa 28 μ , Antheridien meist hypogyn, aus dem Tragstiel unterhalb des Oogons abgeschnürt, oder auch auf beiden Seiten, tonnenförmig, meist wenig länger als breit, mit schnabelförmigem, in das Oogon eindringendem Befruchtungsschlauch; reif sich bis auf geringe Reste entleerend; seltener entstehen die Antheridien am Ende kurzer, unter dem Oogon entspringender Seitenzweige oder längerer Aeste. Oosporen kugelig, mit glatter Membran und bräunlichem, körnigem Inhalt, durch deut-

lichen Zwischenraum von der Oogonwandung getrennt; Durchmesser 21—27,5 μ , durchschnittlich etwa 24 μ .

Als Verunreinigung unter Saprolegniaceen auf Ameiseneiern auftretend; Hamburg.

VIII. Die Gattung *Pythiogeton* n. gen.

Unter der Pilzflora faulender pflanzlicher Stoffe befinden sich einige interessante Pythiaceen, die im folgenden beschrieben werden mögen.

a) *Pythiogeton utriforme* v. MINDEN n. sp.

Die Art ist mir zuerst in Breslau begegnet; ich habe sie aber auch in der Umgebung Hamburgs sowie im Großherzogtum Oldenburg an zahlreichen Orten beobachtet, so daß angenommen werden kann, daß sie zu den allgemein verbreiteten Saprophyten unserer Gewässer gehört. Auch scheint sie in Nordamerika wie vielleicht auch in Frankreich vorzukommen. Unter den submersen Vegetabilien stellte sie sich besonders an der Oberfläche faulender Früchte, Äpfeln, Birnen usw., aber auch an Zweigen, den Rhizomen der Seerose usw. ein. Gewöhnlich erscheint sie hier anderen, diese Substrate bedeckenden Organismen eingesprengt, so oft in Begleitung von *Blastocladia*-, *Rhipidium*-, *Gonapodya*-Arten, ferner immer von zahlreichen Bakterien und anderen Fäulnisregnern. Sie gehört zu den Organismen, die sehr hohe Zersetzungsgrade des sie umspülenden Wassers zu ertragen vermögen, deren Lebenstätigkeiten sich auch unter einer dichten Bakterienhaut, die die Oberfläche der übelriechenden Kulturflüssigkeit bedeckt, unbehindert abspielen. Gerade unter solchen Bedingungen, wenn vegetabilische Stoffe sich längere Zeit selbst überlassen blieben, ohne daß das Wasser der sie bergenden Gefäße erneuert wird, fällt sie am meisten auf. Auch bei dieser wie den folgenden Arten erhebt sich die Frage, woher diese Organismen den zum Leben notwendigen Sauerstoff nehmen, ob sie nicht wenigstens fakultativ anaërob sind. Sollten nähere Untersuchungen diese Annahme bestätigen, so würde sich aber aus ihnen zugleich ergeben, daß die Anwesenheit von Sauerstoff manche Lebensvorgänge nicht zu hemmen vermag, da z. B. im Beobachtungstropfen auf Objektträgern der Sporenaustritt lebhaft erfolgt und die Zoosporen auch unter solchen Umständen keimen. Diese Versuche zeigten zu-

gleich die Lebensdauer der Schwärmsporen der folgenden Art, die aber auch für die anderen Arten wegen der Uebereinstimmung in ihren Lebensverhältnissen gefolgert werden darf. Wurden nämlich die Sporen dieser Art in Tropfen des den Kulturgefäßen entnommenen, also stark verunreinigten Wassers übertragen, das aber vorher durch Filtrieren von gröberen Stoffen und durch Abkochen von lebenden Organismen befreit war, so waren die Zoosporen nach 24 Stunden noch in lebhafter Schwärmbewegung, die sogar nach 48 Stunden bei einigen Schwärmern noch nicht aufgehört hatte. In einer verdünnten Bouillonlösung wie einer verdünnten Maisabkochung hatten die Sporen am folgenden Morgen zarte Keimschläuche getrieben.

Das Mycel besteht aus dünnen, etwa 2,5—3,5 μ breiten, sich hin und her schlängelnden oder mehr gestreckten, meist nur spärlich verzweigten Hyphen, mit dünnen Membranen und wenig auffallendem Inhalt. Diese Fäden dringen an der Basis in das Substrat ein; apikal enden sie vegetativ oder mit einem Sporangium, wobei sie meist unter diesem ein wenig anschwellen.

Die Sporangien werden fast immer terminal gebildet, und zwar meist derart, daß die Fadenenden anschwellen, sich meist frühzeitig durch eine Querwand abtrennen und nun nahe der Basis eine bruchsackartige, seitlich vorspringende Erweiterung erfahren. Durch die verschiedene Ausbildung dieser Aussackungen nehmen die Sporangien verschiedene Gestalten an. Die Fig. 56, die ein Habitusbild des auf einer Frucht wachsenden Pilzes mit einem eingestreuten *Gonapodya*-Pflänzchen wiedergibt, gewährt eine Uebersicht der mannigfachen Formen der Sporangien. Diese zeigen meist einen oberen, halsartig verschmälerten Teil, der oft in Richtung der Traghyph steht und die seitlich ausweichende oder nach unten hängende Vorstülpung, die stielartig gegen den ersteren Teil abgesetzt sein kann. Es kommt auch vor, daß der Hals beträchtlicher anschwillt, ja zuweilen infolge der gleichmäßigen Anschwellung beider Teile keine scharfe Sonderung zwischen beiden sichtbar ist. In anderen Fällen ist eine solche primäre Sonderung in einen halsartigen und einen basalen, bauchig vorspringenden Teil nicht vorhanden. Vielmehr schwillt das Hyphenende zu einem mehr oder weniger kugeligen oder unregelmäßigen, mit Plasma erfüllten Körper an, aus dem dann ein dünnerer, schlauchförmiger, sich oft hin und her schlängelnder Entleerungshals hervorwächst, der die oft beträchtliche, aus Bakterien-

massen und anderen Organismen bestehende Hülle durchbricht und hierbei eine auffällige Länge erreichen kann. So kann er bis 5mal so lang wie das Sporangium werden.

Die jugendlichen Sporangien sind mit einem hyalinen Plasma erfüllt, das sich aber später bräunlich färbt, wobei sich zugleich die Membran der Sporangien verdickt, so daß deutlich doppelte Konturen sichtbar werden. Interessant sind die Vorgänge bei der Bildung der Zoosporen. In dem mit dem dunkelbraunen Plasma erfüllten Sporangium erscheinen kleinere Vakuolen in ziemlich regelmäßigen Abständen; im Entleerungshals, aus dessen Ende noch ein dünnwandiges, schlauchförmiges Ansatzstück von wechselnder, aber meist nur geringer Länge hervorwächst, tritt eine hyalin glänzende Quellmasse auf, die ihn bis zur Hälfte füllen kann. Im Augenblick der Entleerung tritt nun dieser hyaline Halsinhalt hervor, zuerst sich langsam vor dem aufreißenden Ende des Entleerungshalses halbkugelig vorwölbind, dann sich zu einer Blase umbildend, in die in immer lebhafterem kontinuierlichen Strome sich der Plasmahalt des Sporangiums ergießt. Anfänglich sitzt die in dem Hals aufgetretene Quellmasse der sich schlauchförmig streckenden Blase als Mützchen auf, das sich aber um so mehr verkleinert, als sich jene vergrößert, so daß diese Masse offenbar das Material zu der Blasenwandung liefert. Die Blase kann die 4—5-fache Länge des Sporangiums erreichen oder sogar noch länger sein. In dem Augenblick, in dem die letzte Plasmamasse das Sporangium verläßt, erscheint der Schlauch entweder gestreckt-keulig oder spindelförmig, wobei er sich nach dem Entleerungshals des Sporangiums zu allmählich verdünnt. In anderen Fällen krümmt sich der Schlauch aber wurmförmig, oder es treten andere Unregelmäßigkeiten ein, worüber noch berichtet werden soll. Nach dem Austritt aus dem Sporangium wird die Plasmamasse nun in den Schlauch bis in dessen hierbei immer mehr anschwellende Spitze getrieben, um sich hier in einer klumpigen, bald mehr kugeligen, bald mehr wurmförmigen oder ganz unregelmäßigen Masse anzusammeln. Der ganze Vorgang vom Beginn des Austritts des Plasmas aus dem Entleerungshals bis zu dessen Ansammlung in der Spitze des Schlauchs dauert etwa 20 Sekunden, kann aber bei großen Sporangien der folgenden Art, bei welcher diese Vorgänge ganz entsprechend verlaufen, etwa 1 Minute beanspruchen. Jetzt zerreißt plötzlich die Wandung des Schlauchs,

und der dann meist angenähert kugelige oder auch gestreckte nackte Plasmaballon kommt dadurch in Freiheit und tritt so in unmittelbare Berührung mit dem Wasser. Hier zeigt er zunächst schwache amöboide Bewegungen, die aber bald stärker werden. Seine Umrisse werden unregelmäßig; es treten schwache Vorsprünge und Einkerbungen auf, die allmählich tiefer eindringen; auch im Innern des Plasmakörpers erscheinen nach etwa 15—20 Minuten feine Linien, die Umrisse der Schwärmsporen, die zunächst noch so dicht aneinander grenzen, daß sie sich polygonal abplatten, sich schließlich aber gegeneinander abrunden und voneinander trennen. Der Plasmakörper zerfällt so in einen Haufen von Zoosporen. Diese bleiben zunächst noch einige Zeit, zu einem Ballen vereint, liegen unter fortwährender Bewegung ihrer Cilien, bis sie unter langsamer Bewegung fortschwimmen. Die Schwärmer sind nierenförmig, an einer Seite eingebuchtet, mit zwei zarten, in der Einbuchtung befestigten Cilien und enthalten einen feinkörnigen Inhalt sowie eine kontraktile Vakuole, die übrigens schon vor dem völligen Zerfall jenes Plasmaballens sichtbar ist.

In Deckglaspräparaten beobachtete ich mehrfach von den vorstehenden Angaben abweichende, aber offenbar anormale Erscheinungen. Die mit reifen Sporangien versehenen Pflänzchen hatten hierbei längere Zeit zwischen dem Objektträger und dem Deckglas zugebracht und die meisten Sporen entleert, die in großen Mengen umherschwammen. Nach Zufügung frischen Wassers trat nun in einigen Sporangien, die sich noch nicht entleert hatten, die Entladung ein. Hierbei beobachtete ich mehrfach, daß der Plasmaaustritt gleich bei Beginn ins Stocken geriet, die halbkugelige vor dem geöffneten Scheitel des Entleerungshalses angesammelte Quellmasse plötzlich zerriß, und dann momentan ein mehr oder minder großer Teil der Plasmamasse explosionsartig aus dem Sporangium hervorgeschleudert wurde, der darauf in mehrere Stücke zerfiel und desorganisierte. Erst dann drang der übrige Plasmainhalt, wie vorher beschrieben, aber nackt, ohne Umhüllung hervor. Hierbei traten nun nicht selten Stockungen ein, die durch größere mit dem Plasma fortgeführte Vakuolen(?) hervorgerufen wurden. Die nach solchen Stockungen weiterhin ausfließenden Plasmamassen verschmolzen nicht mit dem vorher ausgetretenen, sich abrundenden Plasmaballen, so daß der gesamte hervorgetretene Plasmakörper in mehrere Stücke

zerfiel. Diese zeigten die Neigung, sich weiterhin in kleinere Teile zu sondern, zum Teil von Sporengröße, die aber meist desorganisierten, wenn dies nicht schon bei den größeren Stücken eingetreten war. Das vorhin beschriebene explosionsartige Hervorschießen der Plasmamasse beweist das Vorhandensein eines großen Drucks in dem Sporangium, der auch in dem beträchtlichen Kollabieren der Wände nach der Entleerung zum Ausdruck kommt.

Bemerkenswert war ferner, daß in solchen Präparaten zuweilen auch das Plasma schon in den Sporangien in die Sporen zerfallen war, die sich lebhaft in diesen umhertummelten. Zu erwähnen ist ferner, daß der Zerfall des hervorgetretenen Plasmakörpers auch unter normalen Verhältnissen Unregelmäßigkeiten zeigt, derart z. B., daß die Trennung der Zoosporen auch dann noch nicht vollständig durchgeführt ist, wenn sie schon im Schwärmen begriffen sind, so daß diese zu zweien oder dreien aneinander kleben. Hingewiesen sei auch hier noch einmal auf die oft lange ausgedehnte Schwärmzeit dieser Sporen. Nach der Entleerung wächst das Ende der Traghyphie innerhalb des Sporangiums zu einem neuen Sporangium von meist annähernd derselben Gestalt aus, ein Vorgang, der sich noch einmal wiederholen kann. Durchwachsungen habe ich nicht beobachtet.

Die Sporen selbst kommen nach dem Umherschwärmen zur Ruhe, umgeben sich mit einer Membran und keimen unter Bildung eines dünnfädigen, sich bald verzweigenden Mycel.

Die auffälligen Vorgänge bei der Bildung der Zoosporen sind, soweit mir bekannt, bisher noch an keiner anderen Stelle beobachtet worden. Sie erinnern ja zunächst an *Pythium* und ähnliche Pilze, bei denen ebenfalls der noch formlose Sporangieninhalt in eine Blase fließt und dann erst in die Sporen zerfällt. Dagegen besteht doch darin hier ein wesentlicher Unterschied, daß hier die Blasenwandung schließlich zerreißt und so der nackte Plasmakörper ins Wasser zu liegen kommt und dann erst zerfällt. Nur das von BUTLER aufgestellte *Pythium diacarpum* zeigt sich hier den *Pythiogeton*-Arten ähnlich; denn das aus dem Sporangium hervortretende Plasma scheint nicht von einem Bläschen umschlossen zu sein, so daß die Sporenbildung frei im Wasser erfolgt; auch durch Auftreten auffallend langer Entleerungsschläuche steht diese Art innerhalb der Gattung *Pythium* einzig da, ist sie aber andererseits *Pythiogeton*

genähert, so daß die Frage auftaucht, ob sie nicht hierher zu stellen ist. Vielleicht hängt der Zerfall der Blasenwandung mit der auffälligen gestreckten Form dieser Blase und diese scheinbar mit dem offenbar innerhalb des Sporangiums auftretenden hohen Druck zusammen. Ob besondere osmotische Verhältnisse der Umgebung vielleicht einen so starken Innendruck hervorrufen, ob ferner in den Entleerungsvorgängen biologische Anpassungen erblickt werden dürfen? Der bei tief eingesenkten Sporangien sich sehr stark verlängernde Entleerungshals soll offenbar die Verbindung mit dem freien Wasser herstellen. Ob vielleicht in dieser Beziehung auch der Umstand wichtig ist, daß hier der Plasmainhalt der Sporangien ziemlich weit von ihnen weg bewegt wird?

Mit Jod und Schwefelsäure färben sich vor allem die Wände der Sporangien deutlich blau, bis auf den Entleerungshals, der mehr oder weniger einen rötlichvioletten Ton annimmt, so daß die Wandung also wesentlich aus Cellulose besteht.

In seiner Beschreibung der Gattung *Gonapodya* erwähnt THAXTER (1895) eigentümliche, durch ihre Ausbildung leicht erkennbare, aus zwei miteinander verwachsenen Zellen gebildete Körper, in denen er die Geschlechtszellen dieser Gattung vermutet, wenngleich er den unmittelbaren Zusammenhang nicht nachzuweisen vermochte. Nun treten diese Bildungen, wenn sie vorkommen, tatsächlich sehr oft zusammen mit dem Mycel der *Gonapodya*-Arten auf; in anderen Fällen habe ich sie aber dann nicht bemerkt, wohl aber immer unter ihnen oder in ihrer Nähe die allerdings dann nicht entleerten Sporangien des vorliegenden Pilzes gefunden. Daß diese Körper nun nicht zu *Gonapodya*, sondern sehr wahrscheinlich hierher gehören, ergibt sich auch aus der Beschaffenheit des mit ihnen zusammenhängenden Mycels, das niemals die charakteristischen Einschnürungen und Cellulinverdickungen der *Gonapodya*-Hyphen besitzt und auch dünner als bei dieser Gattung zu sein pflegt. Da nun außer *Gonapodya* kein anderer Organismus in Betracht kommt, so lassen sich jene von THAXTER beobachteten Teile wohl nur hierher stellen. Daß der Zusammenhang zwischen ihnen und dem die Sporangien tragenden Mycel nicht sicher erbracht werden kann, liegt vor allem daran, daß die Sporangien und die Geschlechtsorgane nicht gleichzeitig entwickelt sind, die sie tragenden dünnen Fäden sich unregelmäßig ineinander wirren, sich zudem frühzeitig

entleeren und sich dann ihr Verlauf nur auf kürzere Strecken verfolgen läßt. Dazu werden diese Organe nicht selten innerhalb des zersetzten Substrats gebildet, in anderen Fällen aber auch auf diesem, meist sehr nahe seiner Oberfläche. Hier liegen sie dann oft, stellenweise in großer Menge dicht nebeneinander, dabei dicht von Bakterien und anderen Organismen umschlossen. Volle Sicherheit vermögen natürlich erst Reinkulturen zu geben, die ich auch, wenn auch hier vergeblich, angestellt habe.

Die jüngsten von mir beobachteten Entwicklungsstufen dieser Bildungen, die wir als die Geschlechtsorgane des vorliegenden Pilzes ansehen können, stellen zwei kleine, etwa gleich große, mit breiter Fläche sich berührende Bläschen dar, die mit farblosem, schwach körnigem Plasma gefüllt sind. Von diesen beiden Bläschen behält offenbar das eine seine Größe bei und wird zum Antheridium, während das andere an Umfang zunimmt und sich zum Oogon umbildet. In einigen von mir beobachteten Fällen bildeten sich die Bläschen terminal oder nahezu terminal am Ende zarter, dicht nebeneinander an derselben Hyphe entspringender Fäden, in anderen Fällen ließ sich der Ursprung der Fäden nicht sicher feststellen. Das Antheridium, das mit breiter Fläche mit der Oogonwandung verwächst, ist später nahezu halbkugelig und läßt oft schon frühzeitig einen dünnen kurzen oder auch weiteren, mehr unregelmäßigen Anhang erkennen, mit dem zusammen es in seiner Form ganz an ein jugendliches Sporangium erinnert; ein anderer Grund, diese Oogone hierher zu stellen. Nur einmal habe ich an einem Oogon zwei Antheridien beobachtet, sonst ist immer nur eins vorhanden. Während die Oogonien heranwachsen, füllen sie sich dicht mit kugeligen oder sich polygonal abplattenden Tröpfchen(?), wobei sich zugleich die Tragfäden entleeren. Das Antheridium treibt einen stumpflichen Fortsatz in das Oogon; da ersteres später fast ganz inhaltsleer ist, findet sehr wahrscheinlich ein Substanzübertritt aus ihm in das Oogon statt; jedenfalls tritt eine Beeinflussung des im Oogon vorhandenen Plasmas ein, da dieses nahe der Verwachungsstelle eine abweichende Beschaffenheit annimmt. Die in den Oogonien aufgetretenen Tröpfchen verschwinden jetzt peripherisch, und zugleich tritt ein heller, hyalinglänzender, an die Oogonmembran angrenzender Hof auf, der sich in demselben Maße verdickt, als die Tröpfchen verschwinden, so daß diese zu seiner Bildung verbraucht werden. Dieser Hof stellt nun offenbar

die Membran einer sich dicht der Oogonwandung anschmiegenden Oospore vor. Daß diese Deutung richtig ist, ergibt sich auch daraus, daß, wenn auch selten, in den jungen Oogonien zwischen deren Wandung und der in Bildung begriffenen Oospore ein Zwischenraum auftritt. An den reifen Oogonien ist freilich ein solcher nicht bemerkbar; die reife Oospore erscheint vielmehr allseitig mit der Oogonwandung verwachsen, so daß beide Teile eine Einheit darstellen. Die stark glänzende hyaline und mehr oder weniger konzentrisch geschichtete Wandung der reifen Oosporen ist so stark verdickt, daß das Lumen auf ein kleines Bläschen reduziert ist, das körnige Inhaltsstoffe oder einen größeren Fetttropfen enthält. Reif lösen sich diese Dauerzellen ganz vom Mycel los; sie sind wegen ihrer dicken Membran und des ihnen auch dann noch anklebenden kleinen halbkugeligen Antheridium sehr charakteristische Gebilde. Der Durchmesser schwankt zwischen 20 und 55 μ , durchschnittlich ist er etwa 45 μ ; meist sind sie genau kugelig, seltener ein wenig verzerrt.

b) *Pythiogeton transversum* v. MINDEN n. sp.

Die vorliegende Art kommt an denselben Orten wie die vorausgehende vor, der sie überhaupt in vieler Beziehung ähnelt. Die dünnen, hin und her gebogenen Hyphen sind auch hier nur wenig, wenn auch scheinbar mehr als bei der vorigen Art verzweigt und hier und da mit feinkörnigem Plasma gefüllt. Dagegen entstehen die Sporangien in anderer Weise. Während diese nämlich dort, von seltenen Ausnahmen abgesehen, apikal angelegt werden, wobei das über dem bauchig sich vorwölbenden Teil des Sporangiums liegende Hyphenende zum Entleerungshals wird, ist hier die interkalare Entstehung der Sporangien die Regel. Wie die Abbildungen (Taf. VII, Fig. 66—72) zeigen, schwellen die Hyphen unterhalb der Spitze, in größerer oder geringerer Entfernung von ihr, bauchig an. Das oberhalb gelegene Hyphenende wird frühzeitig durch eine Membran von dem jugendlichen Sporangium abgegrenzt, entleert sich darauf bis auf geringe Reste, stirbt ab und wird weiterhin entweder abgeworfen oder bleibt als ein oft schwer sichtbarer, feiner, fädiger Anhang erhalten. Die Erweiterung füllt sich jetzt mit einem feinkörnigen hyalinen Plasma und wird weiterhin dadurch unsymmetrisch, daß sie zu einer einseitig vorragenden, rucksackartig vorspringenden Vorstülpung wird, die nun sich immer mehr zum Sporangium umbildet. Die Sporangien

stellen schließlich mehr oder weniger unregelmäßig zylindrische, sack- oder bauchförmige, gedrungene oder mehr gestreckte, selten mehr kugelige, oft sehr voluminöse Bildungen dar, die nahe ihrem oberen Ende an der Traghyphē befestigt sind. Gegen diese stellen sich die Sporangien mit ihrer Längsachse meist nahezu quer, wobei ihr voluminöses, breit abgerundetes Hinterende meist nach unten hängt, während das vordere schmalere Ende viel weniger seitlich vorspringt und oft ein wenig nach oben gekrümmt ist. Hier ist auch das vorhin erwähnte Hyphenende nahe der Anheftungsstelle der Traghyphē befestigt. Im Innern sind die Sporangien zur Reifezeit wie bei voriger Art mit einem bräunlichen Plasma erfüllt, das viele kleinere oder einige größere Vakuolen aufweist. Vor der Entleerung verlängert sich das Vorderende zu einem entweder kurz schnabelförmigen oder längeren schlauchförmigen Entleerungshals, derart aber, daß das anhängende Hyphenende hierbei nicht mitgeführt wird, sondern an dessen Grunde entweder an der Ober- oder Unterseite sitzen bleibt und sich hier auch nach der Entleerung zuweilen noch, wenigstens in Resten, nachweisen läßt. Die Vorgänge bei der Bildung der Zoosporen verlaufen ganz wie bei der vorigen Art, ebenso bilden sich die Sekundärsporangien als Einschachtelungen der primären Sporangien.

Sehr auffällig ist die oft riesige Zahl der sich an einzelnen Stellen des Substrats ansammelnden Sporangien. Man kann nicht selten schon mit bloßem Auge an der Oberfläche stark in Fäulnis übergegangener Früchte oder anderer pflanzlicher Stoffe weißliche Flecke erkennen, die unter dem Mikroskop aus zahllosen Sporangien bestehen, die dicht gedrängt an oft nur kurzen, verzweigten Hyphen sitzen. Auf dem Objektträger bilden diese dann eine Unmasse Zoosporen. Die Größenverhältnisse der Sporangien schwanken sehr; so bestimmte ich folgende Maße: Länge der Sporangien $299\ \mu$ (ohne Hals), größte Breite $79\ \mu$; oder $159\ \mu$: $68\ \mu$, $88\ \mu$: $53\ \mu$; $70\ \mu$: $42\ \mu$.

Auch von dieser Art habe ich mit Sicherheit die Geschlechtsorgane nicht beobachtet. Ich fand aber im März 1910 in den faulenden hohlen Internodien eines Stengels des Wasserschierlings zahlreiche, freilich entleerte Sporangien dieses Pilzes oder vielleicht auch der folgenden Form und an demselben Ort, den Sporangien zum Teil untermischt und an einem ganz gleich gebauten Mycel, die charakteristisch gebauten Geschlechtsorgane eines Phycomyceten, die mit

den entsprechenden Organen der vorstehenden Art große Ähnlichkeit hatten, aber doch von ihnen deutlich unterschieden waren. Ein unmittelbarer Zusammenhang dieser Bildungen mit dem die Sporangien tragenden Mycel ließ sich freilich auch hier nicht feststellen. Ebenso stieß ihre Untersuchung wie die Feststellung ihrer Entwicklung auf Schwierigkeiten, da das Mycel zum großen Teil schon entleert, ineinander gewirrt und daher nur schwer erkennbar war. Die jüngsten von mir beobachteten Entwicklungszustände stellten zwei miteinander kopulierende Erweiterungen zweier Hyphen dar, von denen die eine, die genau kugelig war, die andere, welche mit breiter Fläche mit ihr verwachsen war, an Größe wesentlich übertraf. Die größere dieser beiden Blasen war sicher in manchen Fällen terminal, in anderen schien sie eine interkalare Anschwellung eines Fadens zu sein. Die kleinere — antheridiale — Zelle war immer mit der Oogonwandung nahe ihrer Basis in der Nähe der Anheftungsstelle der Traghyphe verwachsen und besaß einen kürzeren oder einen längeren, dünnfädigen, entleerten und frühzeitig absterbenden Anhang, so daß sie als interkalare Anschwellung einer Hyphe anzusehen ist. Interessant ist nun, daß in der Regel die dünne Traghyphe der Oogonien in oft vielen engen Windungen die Antheridien umschlingt; seltener habe ich beobachtet, daß umgekehrt die Antheridien von dem Spiralfaden gebildet wurden. Da die Antheridien, wie erwähnt, immer nahe der Anheftungsstelle der Traghyphe der Oogonien mit diesen verwachsen, die Traghyphen beider Organe daher einander sehr naheliegen, sie zudem sehr dünn sind und sich zudem frühzeitig entleeren, ließen sich diese Verhältnisse nicht immer mit Sicherheit feststellen. Die Weiterentwicklung der jugendlichen Oogonien erfolgt unter beträchtlicher Größenzunahme und auch in anderer Beziehung scheinbar ganz ähnlich wie bei der Reifung der bei *P. utriforme* beschriebenen Geschlechtsorgane. Wesentlich anders erscheint aber später die Wandung der Oogonien. Diese ist dann nämlich in ziemlich regelmäßige, 5—6-eckige Felder gegliedert, so daß die Oogonien dann nicht mehr kugelig, sondern vieleckig sind. In dem Oogon liegt dann die große Oospore, oft dicht der Oogonwandung genähert, häufig aber auch durch einen mehr oder weniger weiten Zwischenraum von dieser getrennt. Wie diese Felderung zustande kommt und wann sie zuerst sichtbar wird, ließ sich an dem mir vorliegenden Material nicht genau feststellen. Sie war aber schon vor

dem vollendeten Größenwachstum der Oogonien erkennbar. Die Oospore erinnert ganz an die der vorhin beschriebenen Art. Sie ist bei freier Lage im Oogon genau kugelig, enthält im Innern neben spärlichen Plasmamassen oft einen großen Fetttropfen und besitzt dieselbe auffallend dicke, mehr oder weniger konzentrisch geschichtete, hyalin-gelbliche Membran. Diese scheint auch auf demselben Wege, wie früher beschrieben, zu entstehen, da auch hier in den jugendlichen Oogonien zahlreiche kleine kugelige Körper (Tröpfchen) auftreten, die gleichzeitig mit dem zentral fortschreitenden Dickenwachstum verschwinden. Wenn die Oosporen nicht frei im Innern des Oogons auftreten, scheint der Absatz der Verdickungsschichten direkt auf der gefelderten Oogonwandung zu erfolgen. Wenigstens erweckten manche der von mir beobachteten Oogonien diesen Eindruck, obwohl ich darüber volle Sicherheit nicht zu erhalten vermochte (siehe hier die beiden Figg. 71 a und 71 b, Taf. VII). Für den Durchmesser der Oogonien und der in ihnen gebildeten Oosporen bestimmte ich folgende Maße: 48 μ und 34,5 μ ; 44 μ und 33,6 μ ; 50 μ und 51 μ ; 37 μ und 33 μ ; durchschnittlich betrug er bei den Oogonien etwa 50 μ , bei den Oosporen etwa 40 μ .

c) *Pythiogeton ramosum* v. MINDEN n. sp.

Ob die mit diesem Namen bezeichnete Form wirklich eine selbständige Art darstellt, läßt sich nicht mit Bestimmtheit sagen. Ich fand sie einmal an faulenden Wurzeln der Runkelrübe. Die Sporangien saßen hier gedrängt an sparrig verzweigten Seitenästen stärkerer Hyphen. Die Abbildung 74, Taf. VIII zeigt die charakteristische Verzweigungsart der Sporangienstände, die mir an den vorstehenden Formen nicht aufgefallen war. Die Sporangien waren überwiegend gestreckt-schlauchförmige, am unteren Ende bauchig erweiterte, voluminöse, meist quer zum Tragstiel stehende Gebilde. Da ich einen ihnen anhängenden Mycelfaden nicht beobachtet habe, scheinen sie wie bei *P. utriforme* terminal zu entstehen. In der Entleerungsweise der Sporangien, der Beschaffenheit der Schwärmsporen wie der Bildung der Sekundärsporangien verhält sich diese Form wie die vorausgehenden Arten.

d) Die systematische Stellung der Gattung.

Unter den bisher bekannt gewordenen Phycomyceten, zu denen die vorliegenden Pilze gehören, dürfte als nächste Verwandte vor

allem die Gattung *Pythium* in Frage kommen. In diese Gattung sind von CORNU und PRINGSHEIM einige Pilze gestellt worden, die wahrscheinlich identisch mit einer oder der anderen der vorstehend beschriebenen Formen sind.

Die Angaben von CORNU finden sich in den Ann. Sc. nat., Sér. 5, T. 15, p. 13. Er beschreibt hier zwei neue *Pythium*-Arten, *P. imperfectum* und *P. utrifforme*. Die erstere besitzt kugelige, mit langem Entleerungshals versehene Sporangien, die am Ende dünner Fäden, wie bei *P. proliferum*, sitzen und nach ihrer Entleerung durchwachsen werden. Die zweite Art ist nach ihm der ersten nahe verwandt; die Sporangien sind ebenfalls durchwachsend und mit langem Entleerungshals versehen, dagegen aber von unregelmäßiger Gestalt, bald schlauchförmig, länglich-nierenförmig und zuweilen interkalar. Während die erste Art wegen der von ihm angegebenen kugeligen Gestalt der Sporangien hier nicht in Betracht kommt, läßt seine Beschreibung der anderen Art allerdings an eine der vorstehend beschriebenen Formen denken. Bemerkenswert ist auch seine Hinzufügung, daß das bei der Entleerung entstehende Bläschen normal zerreißt, nachdem es nur eine schwache Entwicklung erreicht hat, denn zeitlich ist ja der Bestand dieses Bläschens bei den vorliegenden Pilzen tatsächlich sehr beschränkt. Immerhin können diese Bemerkungen doch kein klares Bild über die Natur der von ihm beobachteten Formen geben, und dasselbe gilt auch von den Angaben PRINGSHEIMS in den Jahrb. f. w. Bot., Bd. 9, S. 226, der hier ein *Pythium laterale* erwähnt, ohne eine nähere Beschreibung zu liefern.

Die Feststellung der Synonymität der von CORNU und PRINGSHEIM beobachteten Pilze mit den hier beschriebenen kann daher mit Sicherheit nicht erfolgen.

Wie steht es nun mit der Verwandtschaft dieser Pilze mit *Pythium*? Die Ausbildung und Wuchsart des Mycel's weist nun tatsächlich auf diese Gattung. Auch das Vorkommen ist ein ähnliches. Abweichend ist aber die ganze unsymmetrische Ausbildung der Sporangien. Dieser Unterschied erscheint aber deswegen weniger wichtig, als einerseits hier auch kugelige Formen vorkommen und Uebergänge zwischen diesen und den asymmetrischen Sporangien vorhanden sind, andererseits die Sporangien bei den Arten der Gattung *Pythium* eine sehr mannigfache Ausbildung besitzen, so daß

FISCHER hiernach *Pythium* in drei Untergattungen gliederte. Es würden sich daher die vorliegenden Pilze ihrer Sporangien halber wohl auch der Gattung einreihen lassen. Ein besonderes Merkmal dieser Gattung ist die Entleerung des formlosen Sporangiuminhalts in eine kugelige Blase, in welcher erst die Bildung der Schwärmer stattfindet, die dann durch den Zerfall der Blasenwandung frei werden. Auch hier geschieht nun die Reifung der Zoosporen, wenigstens normal, nicht im Sporangium, sondern außerhalb desselben, aber die sich hierbei abspielenden Vorgänge verlaufen doch wesentlich anders, was schon früher hervorgehoben wurde. Das Auftreten längerer Entleerungsschläuche ist ebenso innerhalb dieser Gattung nicht bekannt.

Wesentlichere Differenzen scheinen auch in der geschlechtlichen Befruchtung vorzuliegen. Bei der Gattung *Pythium* findet in den jugendlichen Oogonien eine Kontraktion der Hauptmenge des Plasmas statt, worauf sich dieses in eine peripherische Schicht, das Periplasma, und einen zentralen Teil, das Ooplasma, sondert. Das nicht an der Kontraktion teilnehmende Plasma, das sich zwischen der Oogonwandung und dem kontrahierten Inhalt ansammelt, scheint zu degenerieren, nach BUTLER (1907, p. 44). Die Oosporenmembran wird nach TROW (1900) von dem Ooplasma gebildet, oder nach MIYAKE (1901) wahrscheinlich zum Teil auch von dem Periplasma, so daß die Oospore frei im Innern des Oogons zu liegen kommt. Wenn es nun auch unentschieden bleiben muß, ob es auch hier zur Sonderung in Peri- und Ooplasma kommt, so scheinen doch die äußeren Vorgänge wenigstens bei *Pythiogeton utrifforme*, bei welchem ich die Entwicklung am besten verfolgen konnte, wesentlich anders zu verlaufen. So findet hier eine Kontraktion des Oogonieninhalts nicht statt; die Oosporenmembran legt sich innig der Wandung des Oogons an und erreicht, zentripetal wachsend, eine auffallende Dicke, wobei die das ganze Oogon füllenden, in Form kugeligter Tröpfchen vorhandenen Baustoffe verbraucht werden, ähnlich wie bei *Rhipidium*. Aber auch andere Beobachtungen weisen auf eine eigenartige Stellung. So sind die miteinander kopulierenden Geschlechtszellen auf sehr jugendlichen Entwicklungsstufen kaum voneinander zu unterscheiden, weder in der Form noch an Größe, während bei *Pythium* nach BUTLER (1907, p. 41) die Antheridien erst sichtbar werden, wenn die Oogonien voll ausgewachsen und von Anfang an

deutlich als solche erkennbar sind. Ganz abweichend ist ferner die bei *Pythiogeton transversum* auftretende Felderung der Oogonienmembran sowie das Verhalten der die Geschlechtsorgane tragenden Hyphen, da ein Umschlingen dieser dort nicht bekannt ist.

Aus diesen Gründen scheint es daher gerechtfertigt, diese Pilze einer neuen Gattung einzureihen.

Diagnose.

Pythiogeton v. MINDEN n. gen.

Mycel saprophytisch an untergetauchten faulenden pflanzlichen Substraten, mit dünnen, mehr oder weniger verzweigten Hyphen. Sporangien terminal oder interkalar an den gewöhnlichen Fäden oder besonders reich verzweigten Seitenästen stärkerer Hyphen entstehend, wobei diese einseitig vorwachsene bauchige Erweiterungen bilden, die sich zu den Sporangien umgestalten. Diese daher meist ganz unsymmetrisch in der Form, oft nahezu quer mit ihrer Längsachse zu der Traghyphe stehend, wobei diese meist nahe dem oberen Ende des Sporangiums befestigt ist; bei interkalärer Entstehung mit anhängendem abgestorbenen Fadenstück und reif mit zuweilen langem Entleerungsschlauch. Bei der Entleerung fließt der formlose Plasmainhalt in kontinuierlichem Strom in ein mit zarter Wandung versehenes schlauchförmiges, oft langgestrecktes Bläschen, in dessen vorderem Ende er sich schließlich ansammelt, um dann durch Zerreißen der Blasenwandung nackt in das umgebende Wasser zu treten, und hier in die Schwärmer zu zerfallen. Diese sind nierenförmig, an einer Seite eingebuchtet und besitzen 2 Cilien sowie eine kontraktile Vakuole. Sekundärsporangien entstehen als Einschachtelungen in den leeren Hüllen der ihnen voraufgehenden Sporangien. Geschlechtliche Fortpflanzung durch Oogonien und Antheridien. Erstere kugelig oder polygonal gefeldert, letztere halbkugelig, oft mit kürzerem oder längerem, fädigem Anhang, meist in Einzahl an einem Oogon, mit dessen Wandung an beliebigem Orte oder an der Basis verwachsen; Traghyphen der Geschlechtsorgane zuweilen einander in vielen Windungen umschlingend. Oosporen stets in Einzahl, das Oogon meist ganz ausfüllend, mit sehr dicker, konzentrisch geschichteter hyaliner Membran. Keimung nicht beobachtet.

Hierher 3 Arten.

a) *P. utrifforme* v. MINDEN n. sp.

Sporangien terminal gebildet an dünnen, etwa 2,5—3,5 μ breiten, wenig verzweigten Hyphen, meist aus einem halsartigen oberen Teil, dem Hyphenende, und einem bauchig ausgebildeten, seitlich vorspringenden Teil von unregelmäßiger Form bestehend, oder ersterer weniger ausgebildet oder ganz fehlend, der dann aber oft sekundär einen langen, oft schlauchförmigen Entleerungsschlauch bildet. Gestalt und Größe der Sporangien sehr wechselnd. Entleerung der Sporangien und Form der Schwärmsporen siehe Gattungsmerkmale. Oogonien genau kugelig, mit glatter Membran. Durchmesser durchschnittlich etwa 45 μ ; Antheridien halbkugelig, aber oft mit kurzem Anhang, wesentlich kleiner, meist in Einzahl (sehr selten zu zwei) mit der Oogonwand an beliebiger Stelle innig verwachsend, dieser lange anklebend und einen Befruchtungsschlauch in das Oogon treibend; beide Geschlechtszellen am Ende dünner Fäden, die demselben Hauptfaden entspringen, aber wahrscheinlich auch entfernteren Ursprungs sein können. Oospore stets in Einzahl in einem Oogon, dieses meist gänzlich füllend, mit sehr dicker, zuweilen konzentrisch geschichteter, hyalinglänzender Membran.

Auf faulenden, untergetauchten Früchten usw. — Hamburg, Breslau; Nordamerika (BUTLER).

b) *P. transversum* v. MINDEN n. sp.

Sporangien interkalar aber meist als seitliche Ausstülpung nicht weit vom Fadenende entstehend, das aber, sich bald entleerend und als dünner, feinfädiger Anhang auftretend, nicht selten frühzeitig abgeworfen wird; dieser Anhang am vorderen Ende des Sporangiums meist auf seiner Unterseite befestigt. Form und Größe der Sporangien sehr mannigfaltig, aber oft sehr voluminöse, sack- oder bauchförmige, gedrungene oder mehr gestrecktere, selten mehr kugelige Körper; Entleerungsschlauch mehr oder weniger lang. Sekundärsporangien als Einschachtelungen auftretend. Entleerungsart und Gestalt der Schwärmsporen wie vorher. Oogonien zuerst kugelig, später aber mit charakteristischer, in meist ziemlich regelmäßige Felder zerfallender Membran, und daher polyedrisch. Durchmesser durchschnittlich etwa 50 μ . Antheridien wesentlich kleiner als die Oogonien, halbkugelig, mit der Basis des Oogons verwachsend, wie die Sporangien mit feinfädigem, sich bald entleerendem Anhang; beide

Geschlechtszellen an dünnen Fäden gebildet, wobei die das Oogon tragende Hyphe den Tragfaden des befruchtenden Antheridiums in vielen Windungen umschlingen kann. Oospore stets allein in einem Oogon, wie bei voriger Art mit sehr dicker, hyaliner Membran; Durchmesser etwa 40 μ .

Auf untergetauchten faulenden pflanzlichen Substraten; Hamburg.

c) *P. ramosum* v. *MINDEN* n. sp.

Sporangien an reich und sparrig verzweigten Aesten stärkerer Hyphen, überwiegend gestreckt schlauchförmig mit bauchig erweitertem Ende, einseitig vorspringend und meist quer zum Tragfaden stehend oder nach unten hängend; fädiger Anhang nicht beobachtet, daher wahrscheinlich terminal entstehend. Sonst wie vorher.

Auf faulenden untergetauchten Runkelrüben; Hamburg.

Lediglich die besondere Verzweigung der Sporangienträger, die ich an der vorigen Art nicht beobachtete, kann hier die Aufstellung einer besonderen Art rechtfertigen. Genauere Untersuchungen müssen ihre Selbständigkeit beweisen, wie sie überhaupt die scharfe Umgrenzung der hier beschriebenen Formen und vor allem endgültig die Zugehörigkeit der erwähnten Geschlechtsorganen noch zu bestimmen haben.

IX. *Macrochytrium botrydioides* v. *Minden* n. sp.

An Früchten, die ich zum Einfangen von Leptomitaceen in einem Sumpf der Umgebung Breslaus ausgelegt hatte, beobachtete ich zufällig weißliche, mit bloßem Auge deutlich sichtbare Kügelchen, die sich bei näherer Untersuchung als die Sporangien eines Phycomyceten erwiesen. Diese die Sporangien tragenden Pflänzchen saßen meist gruppenweise in größerer Zahl zusammen, mehr oder weniger dicht von anderen Organismen, vor allem Bakterien, umhüllt. Auch bei Hamburg ist mir dieser Pilz mehrfach begegnet und zwar immer unter besonderen Umständen, so daß ich annehmen möchte, daß diese für sein Auftreten und seine Entwicklung besonders günstig sind. Es scheinen nämlich besonders hohe Zersetzungsgrade des von ihm bewohnten Substrats und starke Ansammlung von Fäulnisstoffen seine günstigsten Lebensbedingungen darzustellen. Ich habe ihn jedenfalls nur dann beobachtet, wenn Früchte längere Zeit ohne jede Erneuerung des sie umspülenden Wassers aufbewahrt wurden. Hier-

bei treten nach kurzer Zeit starke Fäulniserscheinungen auf, die zu einer dicken Bakterienschicht führen können, die die Oberfläche des in den Kulturgefäßen vorhandenen Wassers bedeckt. Zugleich nimmt das Substrat eine immer weichere Beschaffenheit an, so daß seine Masse schließlich nur noch von der kutikularen Außenhaut zusammengehalten wird. Abgesehen von Bakterien und anderen niederen Fäulniseregern wird es dann nur noch von *Gonapodya*- und *Pythiogeton*-Arten bewohnt; die übrigen, faulende Vegetabilien bewohnenden *Phycomyceten* sind abgestorben. Unter diesen Umständen beobachtete ich nun häufiger den vorliegenden Pilz, der im folgenden beschrieben werden soll, trotzdem ich seine Entwicklung nicht lückenlos verfolgen konnte.

Die Beschreibung wird am besten von einem jüngeren Pflänzchen ausgehen (Taf. VIII, Fig. 76–78).

Dasselbe zeigt eine meist kurze, nahezu zylindrische oder mehr unregelmäßige Hauptachse, die an der Basis in einige derbere Rhizoiden ausläuft und apikal mit einer stumpflichen Spitze endet, deren Membran schon frühzeitig stärker verdickt erscheint. Unterhalb dieser Spitze wächst aus der Hauptachse ein Ast hervor, der frühzeitig keulig anschwillt, zunächst meist quer absteht, dann sich aber später mehr oder weniger in Richtung der Hauptachse stellt, wodurch ihre apikale Spitze seitlich gedrängt wird und an dem reifen Pflänzchen meist nur als stumpflicher oder eckiger Vorsprung erscheint. Das ganze Pflänzchen ist in der Jugend einzellig und mit einem dunklen, bräunlichen, körnigen Plasmainhalt gefüllt, der sich hauptsächlich in dem keuligen Ende des Seitenastes angesammelt hat. Frühzeitig wird aber dieses durch eine Querwand abgetrennt, wodurch das Pflänzchen zweizellig wird; das abgetrennte Ende des Seitenastes stellt das jugendliche Sporangium dar. Die weitere Entwicklung betrifft vor allem das Sporangium wie die von der Basis der Hauptachse ausstrahlenden Hyphen. Diese durchsetzen das Nährsubstrat nach allen Richtungen und verzweigen sich reichlich. Sie sind ziemlich weitlumige Schläuche, besitzen kräftige Membranen und hier und da grobkörnige bräunliche Inhaltsstoffe; Querwände sind auch später nicht vorhanden. Sie verankern das Pflänzchen so fest in dem Substrat, daß ein Herausziehen desselben auf fühlbaren Widerstand stößt.

Die Sporangien bilden sich weiterhin zu oft auffallend großen

Blasen um, die mit bloßem Auge deutlich erkennbar sind; in anderen Fällen sind sie freilich wesentlich kleiner. Sie schwanken hinsichtlich der Größe sehr: neben solchen Sporangien, die bis 800 μ lang und 650 μ breit sind, finden sich andere, die kaum mehr als etwa 20 bis 30 Sporen enthalten. Reif sind sie meist breit-ellipsoidisch mit breit abgerundetem Scheitel; sie können aber auch nahezu kugelig, oder aber anderseits auch gestreckt-zylindrisch sein, außerdem zuweilen bei querer Stellung des Tragastes gekrümmt. Ihre glatte, ziemlich dicke Membran besteht aus einer kutikularen Außen- und einer farblosen Innenschicht; im Innern sind sie dicht mit einer hyalinen Masse gefüllt, die zahllose kleine, in regelmäßigen Abständen voneinander liegende Körner, die „Fetttröpfchen“ der Sporen enthält; die die Sporangien von dem Tragast abtrennende Querwand ist uhrglasförmig nach unten gewölbt. In großen Sporangien werden die Zoosporen in größter Menge gebildet, und es gewährt ein reizvolles Bild, ihren Austritt zu beobachten. Dieser geschieht durch eine an der Spitze der Sporangien auftretende kreisrunde, weite Oeffnung unter Bildung eines Deckels, der, abgesehen von einer Stelle, mit scharfem Schnitt von dem Sporangium losgetrennt wird. Im Augenblick des Oeffnens quillt die gesamte Sporenmasse bruchsackartig, von einer Haut umhüllt, zuerst langsam, dann rascher aus dem Scheitel hervor, wobei der Deckel immer mehr zurückklappt und sich schließlich senkrecht stellen kann. Hat die ausgetretene Sporenmasse etwa die halbe Größe des Sporangiums erreicht, so zerreißt plötzlich an einer Stelle die sie einhüllende Membran. Indem nun die ersten Sporen austreten, geraten auch die übrigen Schwärmer, die noch dicht gedrängt das Sporangium füllen, in um so lebhaftere Bewegung, je mehr die Entleerung fortschreitet. Da die Sporangiumöffnung sehr weit ist und mehrere Sporen gleichzeitig diese passieren können, geht der Austritt ziemlich rasch vor sich, obwohl wegen der außerordentlich großen Sporenmenge doch immerhin mehrere Minuten bis zur völligen Entleerung verstreichen können. Nach der Entleerung schwärmen die Sporen zu Tausenden in den Beobachtungstropfen umher; sie sind kugelig, hyalin mit einem großen und meist mehreren kleinen Fetttröpfchen nahe der Ansatzstelle der langen, sehr zarten Cilie. Zugleich lassen sich an den entleerten Sporangien einige bemerkenswerte Einzelheiten erkennen, die bisher nicht sichtbar gewesen waren. So ist auf der Querwand, die das Sporangium

nach unten abgrenzt, ein zierliches Netz oft regelmäßig radial und und tangential gerichteter Verdickungsleisten sichtbar (Fig. 82), und ebenso habe ich in einigen Fällen auf der Innenseite des Deckels in seiner Mitte einen kleinen vorspringenden Zapfen beobachtet (Fig. 81). Die Mechanik der Oeffnung des Sporangiums ist mir nicht ganz klar geworden. Wesentlich beteiligt scheinen aber vor allem Spannungsdifferenzen der Deckelmembran zu sein, die nämlich an ihrer Anheftungsstelle an der Membran des Sporangiums sich nach innen stülpt und zugleich die Neigung zeigt, sich an den Rändern umzustülpen, wodurch die Schnittränder nicht nur horizontal gegeneinander verschoben werden, sondern zugleich der Deckel aufgerichtet werden muß. Die Schnittstelle selbst muß vorgebildet sein, wenn sie auch vor dem Moment der Entleerung nicht sichtbar ist. Ob zugleich auch im Innern des Sporangiums auftretende Quellmassen vielleicht an der Oeffnung und weiterhin an dem zuerst augenscheinlich unter Druck erfolgenden Austritt der Sporenmasse beteiligt sind, vermag ich nicht anzugeben. Leider habe ich versäumt, die genauen Maße des Sporangiums vor und nach der Entleerung zu bestimmen.

Besondere Beachtung verdient die amöboide Beweglichkeit der Sporen. Diese war mir längere Zeit entgangen; ich bemerkte sie erst durch eine zufällige Beobachtung. Einige von mir aus einer Apfelfrucht herauspräparierte, aber noch dicht von schleimigen Bakterienmassen umgebene reife Pflänzchen waren in einem Wassertropfen auf einem Objektträger in einer feuchten Kammer liegen geblieben. Am folgenden Morgen waren die Sporangien zum Teil entleert, zum Teil schwärmten die Sporen noch in ihnen und in großer Menge in dem umgebenden Wasser. Große Sporenmengen waren vor allem in den dichten Bakterienmassen angehäuft und von diesen waren nun die meisten amöboid beweglich. Diese Bewegung erfolgt so rasch, daß sich die Umrisse beim Zusehen sichtbar ändern und das Umfahren ihrer Umrisse beim Zeichnen mit dem Zeichenapparat nicht möglich ist. Die amöboide Beweglichkeit betrifft vorwiegend das vordere hyaline Ende. Hierbei findet eine merkliche Fortbewegung statt, wobei die Cilie nachgeschleppt wird (Fig. 84). Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die amöboide Beweglichkeit der Sporen eine biologische Anpassung an die besonderen Lebensbedingungen dieses und verwandter Pilze darstellt. Es ist jeden-

falls auffallend, daß auch andere unter denselben Umständen lebende Pilze, wie *Monoblepharis*, *Blastocladia*, *Gonapodya*, *Amoebochytrium*, dieselben Eigentümlichkeiten zeigen. Auch ist es bemerkenswert, daß ich diese Erscheinungen nur unter den besonderen, vorher beschriebenen Umständen beobachtet habe. Bei *Monoblepharis* ist die amöboide Beweglichkeit das Mittel, durch Kriechen den Scheitel des Oogons zu erreichen, wobei wahrscheinlich chemische Reize wirksam sein mögen. Nicht unwahrscheinlich ist es, daß bei dem vorliegenden Pilz die Sporen nur kriechend das oft dicht von anderen Organismen umhüllte Nährsubstrat erreichen können, und die amöboide Beweglichkeit also das Mittel hierfür darstellt.

Leider ist es mir nicht gelungen, die Sporen zur Keimung zu bringen, auch nicht beim Uebertragen in verdünnte Nährlösungen, so in Bierwürze und Bouillon. Auf eine Reinkultur mußte darum verzichtet werden. Bei diesen Versuchen zeigte sich zugleich die Lebensdauer der Schwärmer, die wenigstens zum Teil in den erwähnten Lösungen noch nach 24 Stunden beweglich, wenn auch die meisten dann abgestorben und desorganisiert waren. Vor ihrem Zerfall tritt eine lokale Verbreiterung der Cilien ein, die terminal beginnt und bis zu deren völligem Verschwinden führt; hierüber geben die Zeichnungen (Taf. VIII, Fig. 85) Auskunft.

Geschlechtsorgane habe ich nicht beobachtet; dagegen habe ich in Monate hindurch sich selbst überlassenen, einige faulende Äpfel enthaltenden, mit Wasser gefüllten Gefäßen Pflänzchen gefunden, deren Sporangien meist lokal in größerer Zahl angesammelte Fett(?)-tropfen von verschiedener Größe enthielten. Da diese sonst nicht aufzutreten pflegen, so liegen in diesen Sporangien vielleicht Ruhezustände des Pilzes vor, zumal da gerade bei den Chytridiineen, denen sich der Pilz am meisten nähert, Dauerformen auftreten, die außer in ihrem Inhalt und der Dicke der Membran — und auch hierin nicht einmal immer deutlich — von den Sporangien tragenden Pflänzchen kaum zu unterscheiden sind.

In systematischer Beziehung nimmt der Pilz eine Mittelstellung zwischen den Chytridiineen und den höheren Phycomyceten ein. In der Ausbildung seines Mycel's gehört er durchaus zu den letzteren, denn dieses ist bei den Chytridiineen entweder gar nicht oder nur schwach entwickelt, und wo es eine reichere Entwicklung annimmt,

wie unter den Cladochytrien, ist es auffallend dünnfädig und nicht breit-schlauchförmig wie hier. In der Beschaffenheit der Schwärmer und der Bildung eines Deckels bei ihrer Entleerung erweist er sich aber als eine echte Chytridiinee. Für die Zugehörigkeit zu diesen sprechen auch die auffallend schwankenden Größenverhältnisse der Sporangien. Es ist freilich nicht leicht, innerhalb dieser Ordnung die dem Pilze zukommende Stellung zu bestimmen. Verwandt zeigt sich ihm hier die Gattung *Chytridium* wegen der Deckelbildung der Sporangien und des später in zwei Zellen gegliederten Thallus. Noch bemerkenswerter aber ist die Uebereinstimmung mit den beiden von SOROKIN (1874, Bot. Zeitg.) in Sibirien gefundenen Gattungen *Tetrachytrium* und *Zygochytrium*. Diese zeigt sich nicht nur in der Ausbildung des Thallus, der Gestalt der Zoosporen, der Deckelbildung der Sporangien, ihrer durch eine Membran erfolgenden Abtrennung, sondern auch in dem Auftreten eines bei allen drei Gattungen an der Hauptachse auftretenden Anhangs, der an den reifen Pflänzchen bei *Macrochytrium* freilich oft nur in Form eines stumpflichen Zahnes, bei *Zygochytrium* als abstehender kürzerer Ast, bei *Tetrachytrium* als ein hornartig gekrümmter Anhang auftritt. Bei *Macrochytrium* stellt der Appendix das Ende der bald ihr Wachstum einstellenden Hauptachse dar; daß sie bei den beiden anderen Gattungen in derselben Weise entsteht, erscheint wenigstens für *Tetrachytrium* wahrscheinlich (Taf. 6, Fig. 35). Aus diesen Gründen habe ich (1912, S. 383) diese drei Gattungen zusammengeordnet und sie als *Hyphochytriaceen* den *Rhizidaceen* angeschlossen. Der Name *Hyphochytriaceen*, mit dem FISCHER die *Cladochytriaceen* bezeichnet, erscheint für diese Pilze besonders geeignet, als das Mycel hier zu besonderer, von allen Chytridiineen abweichender Entwicklung gelangt. Allerdings muß hervorgehoben werden, daß die von SOROKIN unterschiedenen Gattungen im übrigen so eigenartige Merkmale aufweisen, daß sich berechnigte Zweifel an ihrer Existenz erheben und sie so lange zu den zweifelhaften Formen gerechnet werden müssen, bis eine Bestätigung von anderer Seite vorliegt. Der vorliegende Pilz kann immerhin dazu beitragen, diese Zweifel ein wenig zu mildern.

Diagnose.

Macrochytrium v. MINDEN n. gen.

Mycel aus einer mit starker Wandung versehenen, aber meist kurzen Hauptachse und kräftigen, sich weit ausdehnenden und sich allmählich verschmälernden, verzweigten Hyphen bestehend. Sporangien in Einzahl sich derart bildend, daß unterhalb der bald ihr Wachstum einstellenden Spitze der Hauptachse ein seitlicher Ast hervorstößt, der, weiter wachsend, an seinem Ende keulig anschwillt, sich hier dicht mit braunem Plasma anfüllt und diesen Teil darauf durch eine Querwand als Sporangium abgrenzt. Indem sich oft der das Sporangium tragende Ast in Richtung der Hauptachse stellt, wird ihr Ende seitlich gedrängt und erscheint dann nur noch als zahnartiger oder stumpfeckiger, zuweilen nur schwach angedeuteter Vorsprung. Sporangien in ihrer Größe sehr schwankend, aber zuweilen von riesigen Dimensionen, meist breit-ellipsoidisch, mit kräftiger glatter Membran. Oeffnung der Sporangien mit sehr großem Deckel, der, sich außer an einer Stelle mit scharfen Schritträndern löstrennend, wie bei einem Bierglase zurückklappt. Bei der Entleerung quillt die Sporenmasse, von einer Haut umhüllt, langsam hervor, die aber bald zerreißt, worauf die Sporen fortschwimmen. Schwärmer kugelig, hyalin, mit einem größeren und oft einigen kleineren Fetttropfen nahe der Befestigungsstelle der einen langen, sehr zarten, nachgeschleppten Cilie, sich lebhaft bewegend, zudem amöboid beweglich. Dauerzellen wahrscheinlich wie die Sporangien entstehend und von ihrer Form, aber mit zahlreichen, lokal angesammelten Fetttropfen.

Eine Art.

Macrochytrium botrydioides v. MINDEN n. sp.

Vorläufige Diagnose in LINDAU, Krypt.-Flora d. Mark Brandenburg, Bd. 5; v. MINDEN, Chytridiineae, S. 385, Fig. 30.

Sporangien meist breit-ellipsoidisch, mit breit abgerundetem Scheitel, aber auch nahezu kugelig oder gestreckt-zylindrisch, mit glatter, ziemlich dicker Membran, in der Größe sehr wechselnd.

Von dem Tragstiel ist das Sporangium durch eine breite, nach unten konkav gekrümmte und mit einem Netz oft ziemlich regelmäßig radial und tangential gestellter Verdickungsleisten versehene Querwand abgetrennt; außerdem oft auf der Innenseite des Deckels

im Zentrum ein vorspringendes Spitzchen. Größenverhältnisse der Sporangien sehr schwankend: durchschnittlich etwa 300—350 μ lang und 200—250 μ breit, aber auch wesentlich kleiner oder größer, so bis 800 μ lang und 650 μ breit; Zentralzelle durchschnittlich etwa 400—450 μ lang bis zur Ursprungsstelle der Rhizoiden und 60 bis 90 μ breit.

Alles übrige siehe Gattungsmerkmale.

An faulenden untergetauchten Früchten, wahrscheinlich auch Zweigen, bei besonders hohen Zersetzungsgraden des Substrats. — Hamburg, Wilhelmshaven, Varel (Oldenburg), Breslau.

Literatur.

1. DE BARY und WORONIN, Untersuchungen über die Peronosporen und Saprolegnien. Beiträge zur Morphologie der Pilze, IV. Reihe. (Abhandlungen d. Senckenberg. Naturf. Ges. XII, 1881.)
2. BARRETT, The development of *Blastocladia strangulata* n. spec. (The Bot. Gaz., 1912, p. 353.)
3. BUTLER, E. J., An account of the genus *Pythium* and some Chytridiaceae. (Mem. of the Department of Agriculture in India I, 1907, No. 5.)
4. — On *Allomyces*, a new aquatic Fungus. (Ann. of Botany XXV, 1911, p. 1023.)
5. CORNU, M., Monographie des Saprolegniées. (Ann. d. Sc. natur., Bot., Sér. 5, XV, 1872.)
6. ERNST, A., Siphonien-Studien. (Beihefte z. Botan. Zentralblatt, 1902.)
7. FISCHER, A., Phycomycetes. (RABENHORST's Kryptogamenflora von Deutschland usw.)
8. KAUFFMANN, Ann. of Bot. XXII, 1908, p. 361.
9. KLEBS, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. (PRINGSHEIMS Jahrb. XXXIII, 1899.)
10. LAGERHEIM, G., Mykologische Studien. II. Untersuchungen über die Monoblepharidiineen. (K. Svenska Vet. Akad. Handl. XXV, 1900.)
11. LOTSY, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte I, 1907.
12. v. MINDEN, M., Ueber Saprolegniineen. (Centralbl. f. Bakt. etc., 2. Abt., VIII, 1902, S. 805 u. 821.)
13. — Chytridiineae, Ancylistineae, Monoblepharidiineae, Saprolegniineae. (LINDAU, Kryptogamenflora der Mark Brandenburg V, 1912, S. 209—608.)
14. MIYAKE, K., The fertilization of *Pythium de Baryanum*. (Ann. of Bot. XV, 1901.)
15. PETERSEN, H. E., An account of Danish freshwater Phycomycetes. (Ann. mycol. VIII, 1910, p. 494.)
16. REINSCH, P., Beobachtungen über einige neue Saprolegniineen. (PRINGSHEIMS Jahrb. f. wiss. Bot. XI, 1878.)

17. SCHRÖTER, J., Fungi in ENGLER-PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Teil I, Abt. 1, 1897.
 18. THAXTER, R., Contributions from the Cryptogamic Laboratory of Harvard-University. Observations on the genus *Naegelia* of REINSCH. (Bot. Gaz. XIX, 1894.)
 19. — Ibidem. New or peculiar aquatic Fungi. *Monoblepharis*, *Gonapodya* and *Myrioblepharis* nov. gen. (Bot. Gaz. XX, 1895.)
 20. — Ibidem. *Blastocladia*, *Rhipidium*, *Sapromyces* and *Araiospora* nov. gen. (Bot. Gaz. XXI, 1896.)
 21. VAN TIEGHEM, *Traité de Botanique*, 1884.
-

Figurenerklärung zu den Tafeln.

Tafel I.

Araiospora spinosa Fig. 1—8.

Fig. 1. Ganzes Pflänzchen, mit einfachen und Stachelsporangien.

Fig. 2. Einige nebeneinander einfach entwickelte Pflänzchen mit entleerten Sporangien und Geschlechtsorganen; die Oogonien an kurzen Zweigen, die Antheridien an langen, sich schlängelnden Nebenästen.

Fig. 3 u. 4. Junge, frei in einer Bierwürzelösung aus Sporen erwachsene, Pflänzchen.

Fig. 5. Reifes Sporangium.

Fig. 6. Schwärmsporen.

Fig. 7. Aus einer Spore erwachsenes Keimpflänzchen.

Fig. 8. Astende mit einem Stachelsporangium, neben einem zwergig entwickelten, schon entleerten einfachen Sporangium.

Tafel II.

Rhipidium europaeum Fig. 9—24.

Fig. 9. Ganzes sporangientragendes Pflänzchen; die scheibig-lappig entwickelte Hauptachse von unten gesehen; die Hyphen zum Teil mit Strikturen.

Fig. 10. Pflänzchen, von oben gesehen; Hyphen verkürzt, segmentiert.

Fig. 11. Pflänzchen ohne Rhizoiden, von der Seite gesehen; Hyphen mit entleerten Sporangien, Oogonien und Antheridien, letztere an verzweigten Nebenästen.

Fig. 12. Sporangium kurz vor und während des Sporenaustrittes.

Fig. 13. Keimende Schwärmspore.

Fig. 14. Weiter entwickeltes Keimpflänzchen.

Fig. 15. Keimpflanze, von der Oberfläche einer Frucht; die Hauptachse und die Rhizoiden ziemlich entwickelt; die Hyphen noch nicht vorhanden.

Fig. 16. Unreifes Oogon mit Antheridium.

Fig. 17. Zwei Oogonien, das obere mit Antheridium, am Ende eines unterhalb des anderen noch unbefruchteten Oogons entspringenden Nebenastes.

Fig. 18. Oogon mit Antheridium; Nebenast an dem Oogonträger entspringend, dabei verzweigt.

Fig. 19. Ebenso; Nebenast wenig entwickelt wie bei *R. h. americanum*.

Fig. 20. Oogon mit reifer Oospore. Die Figuren 16—19 illustrieren zugleich verschiedene Reifungsstufen der Oogonien.

Taf. III.

Rhipidium americanum Fig. 21. *Rh. Thaxteri* Fig. 22—24.

Fig. 21. Thalluszweig mit Geschlechtsorganen und einigen Sporangien.

Fig. 22. *Rh. Taxteri*, Pflänzchen mit Sporangienständen und Geschlechtsorganen; Sporangien größtenteils entleert, Geschlechtsorgane zumeist in Bildung begriffen.

Fig. 23. Sporangien, stärker vergrößert.

Fig. 24. Lappiger Fortsatz der Hauptachse mit den Geschlechtsorganen; die Oogonien in verschiedenen Entwicklungsstufen, links eine reife Oospore.

Tafel IV.

Blastocladia Pringsheimii Fig. 25—33. *Bl. rostrata*

Fig. 34—35.

Fig. 25—28. Sporangientragende Pflänzchen, zum Teil mit den Dauerzellen. Fig. 27 zeigt auch die charakteristischen Haarbildungen.

Fig. 29. Schwärmsporen nach Einwirkung von Joddämpfen.

Fig. 30. Scheitel der Sporangien kurz vor der Entleerung mit der kegelförmig vorspringenden Quellmasse.

Fig. 31. Thallusstück mit einer Dauerzelle und zwei „Haaren“.

Fig. 32. Keimende Dauerzellen.

Fig. 33. Thallusstück von *Bl. Pringsheimii*; in den den Dauerzellen ähnlichen Auswüchsen liegen die zum Teil noch in Entwicklung begriffenen Dauersporen von *Pleolpidium blastocladiae*; außerdem zwei entleerte Sporangien des Parasiten.

Fig. 34. *Bl. rostrata*, Pflänzchen mit zahlreichen Dauerzellen und vereinzelt Sporangien.

Fig. 35. Eine Dauerzelle, deren Innenteil aus der äußeren, zurückbleibenden Hülle hervortritt.

Tafel V.

Blastocladia ramosa Fig. 36—37. *Saprolegnia curvata*

Fig. 38—44.

Fig. 36. Pflänzchen mit Dauerzellen und tiefer sitzenden, größtenteils entleerten Sporangien.

Fig. 37. Pflänzchen mit Dauerzellen, außerdem mit leeren Hüllen von zweierlei Form; die gedrungenen unter diesen sind vermutlich die sitzengebliebenen äußeren Hüllen früher vorhandener Dauerzellen.

Fig. 38. *Saprolegnia curvata*, Habitusbild. — Exmatrikale Hyphen mit Sporangien, die kutikuläre Haut der Laichkörper durchbrechend; unter dieser Haut ein Teil des intramatrikalen Mycels.

Fig. 39. Schwärmsporen: a) während des ersten Schwärmstadiums; b) ruhende Spore; c—e) Ausschlüpfen des Protoplasten; f) Schwärmspore während des zweiten Schwärmstadiums.

Fig. 40. Jungliches Oogon mit zwei Antheridien.

Fig. 41—42. Reife Oogonien mit Oosporen.

Fig. 43. Das Hyphengeflecht unterhalb der kutikularen Außenhaut der Laichkörper mit Oogonanlagen.

Fig. 44. a) Keimpflänzchen; b—c) sporangientragende Zwergpflänzchen.

Tafel VI.

Pythiomorpha gonapodyoides Fig. 45—48. *Pythium pulchrum* Fig. 49—55. *Pythiogeton utriforme* Fig. 56—65.

Fig. 45. Knotig gegliedertes Mycel.

Fig. 46. Dasselbe nach Uebertragung in Leitungswasser, mit Sporangien.

Fig. 47. a) Reifes Sporangium; b) Sporangium kurz vor der Entleerung; c) Sporangium während der Entleerung; d) Schwärmspore.

Fig. 48 a und b. Oogonien mit Antheridien an Nebenästen; in a) sind die Tragfäden einem abgestorbenen Schlauch einer *Achlya*- oder *Saprolegnia*-Art eingewachsen.

Fig. 49. *Pythium*, Fadenende mit zwei Sporangien; der ausgetretene Protoplast des einen Sporangiums ist in die Sporen zerfallen.

Fig. 50. Schwärmspore.

Fig. 51. Sporangienstand.

Fig. 52. Mycel mit junglichem, interkalar gebildetem Oogon nebst Antheridium an einem Faden entfernteren Ursprungs.

Fig. 53. Oogon mit hypogynen Antheridien.

Fig. 54. Entleertes, interkalar gebildetes Sporangium nebst angrenzendem Oogon und hypogynem Antheridium.

Fig. 55. Drei entleerte Sporangien nebst einer Oogonanlage.

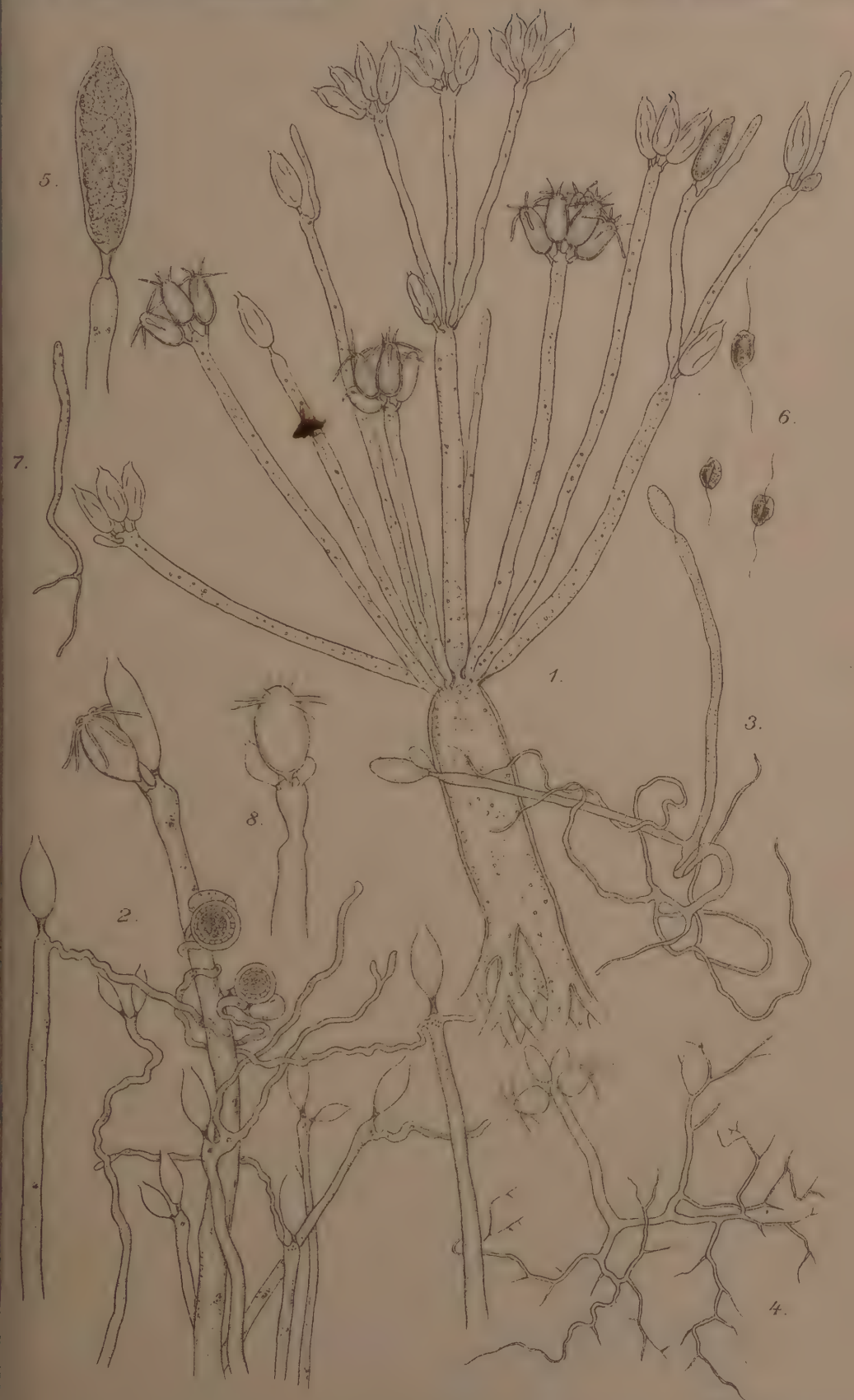
Fig. 56. *Pythiogeton*, Habitusbild von der Oberfläche eines untergetauchten faulenden Zweiges. — Die wenig verzweigten Fäden des Pilzes tragen Sporangien; in der Mitte ein mit Sporangien versehenes Pflänzchen von *Gonapodya siliquiformis*.

Fig. 57—59. Entwicklungsstufen der Sporangien.

Fig. 60. Entleertes Sporangium.

Fig. 61. Ebenso, aber mit langem Entleerungshals; ein Sekundärsporangium, als Einschachtelung auftretend, in Bildung.

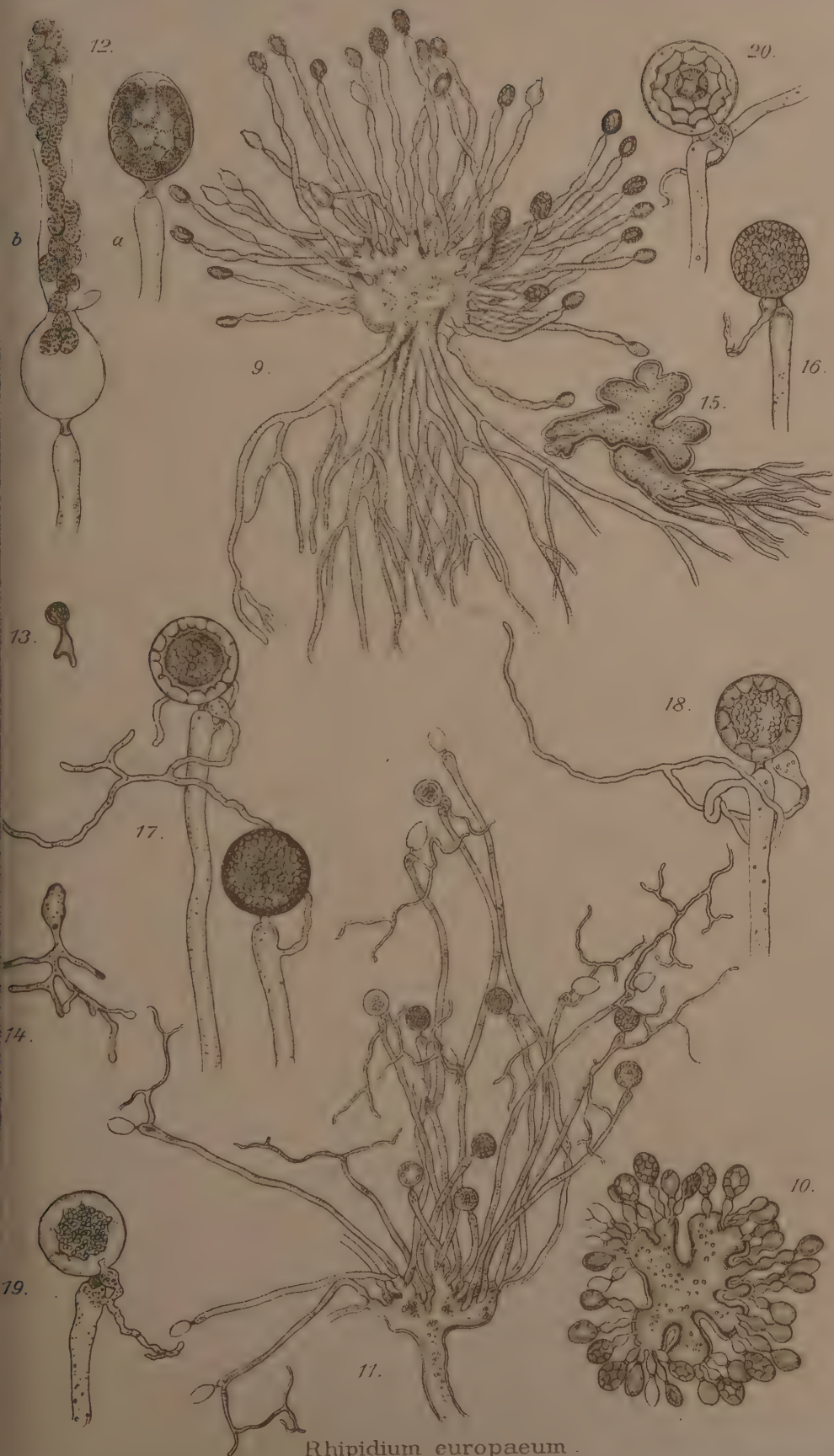
Fig. 63—65. Geschlechtsorgane in verschiedenen Entwicklungsstufen.



Araiopora spinosa

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst.v. A. Giltisch, Jena.



Rhizidium europaeum.

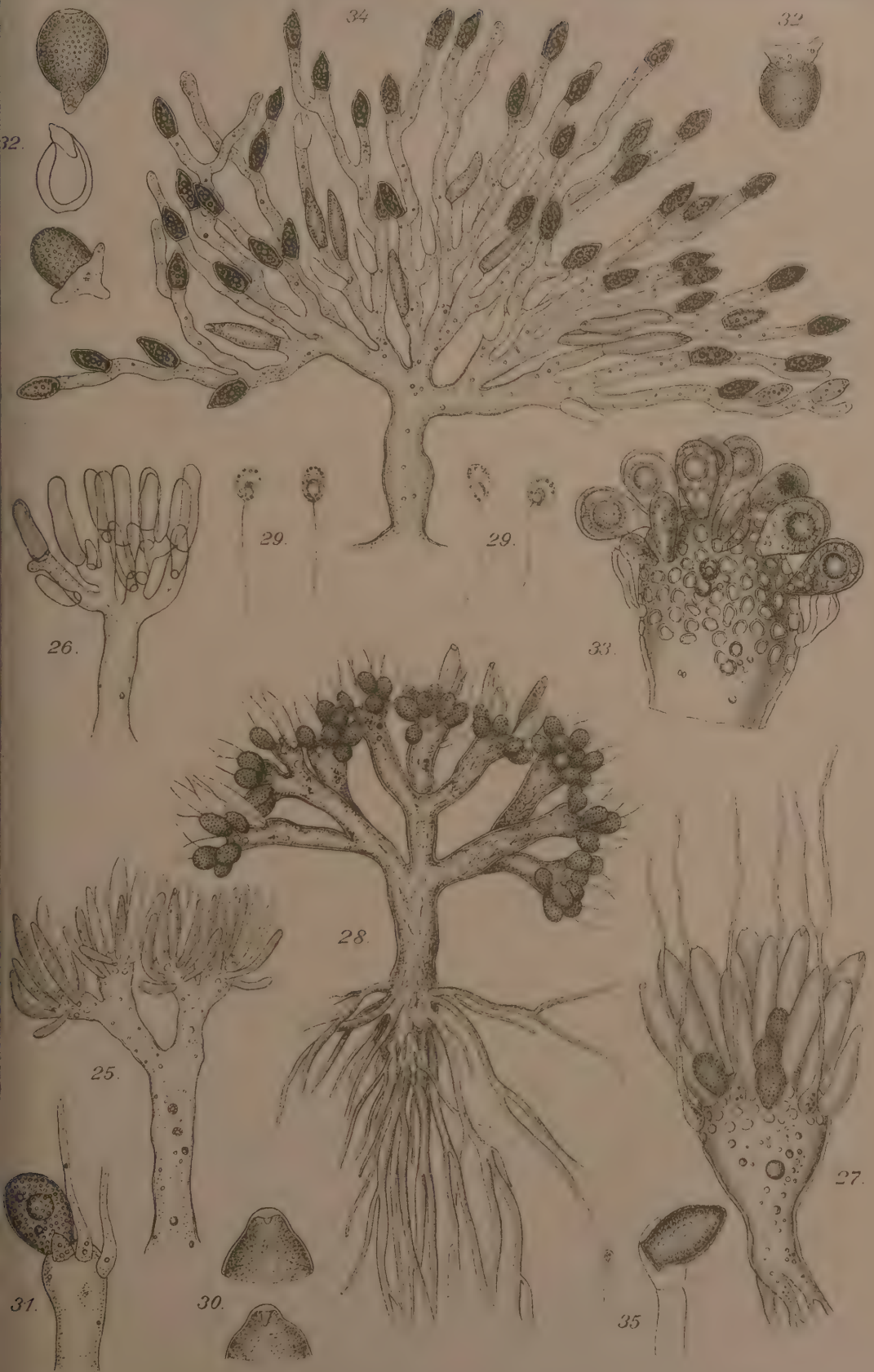
Verz. von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. A. Giltisch, Jena.



Rhizidium americanum u. *Rh. Thaxteri*
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. A. Giltisch, Jena

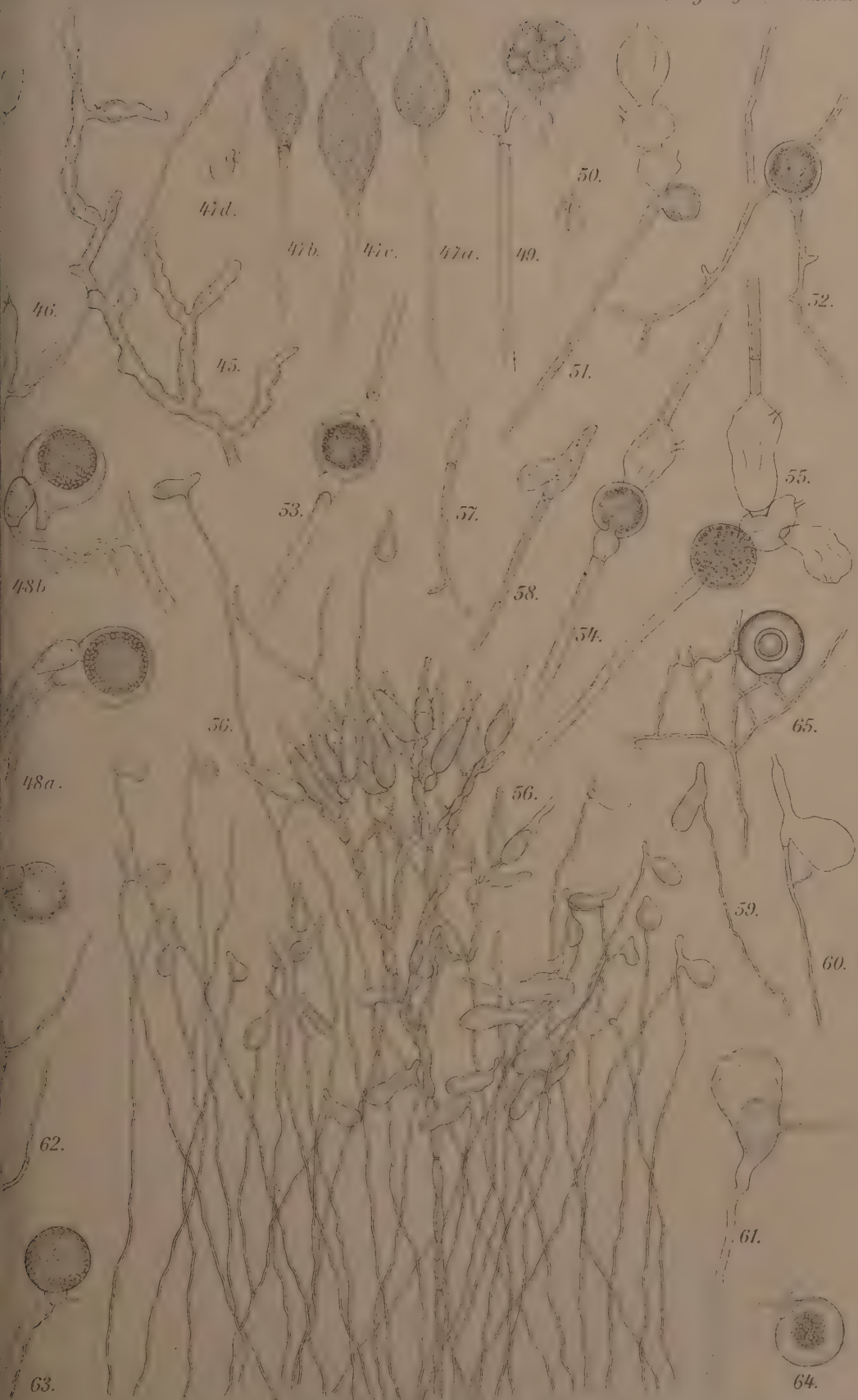


Blastocladia Pringsheimii u. *Bl. rostrata*
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. A. Giltisch, Jena.



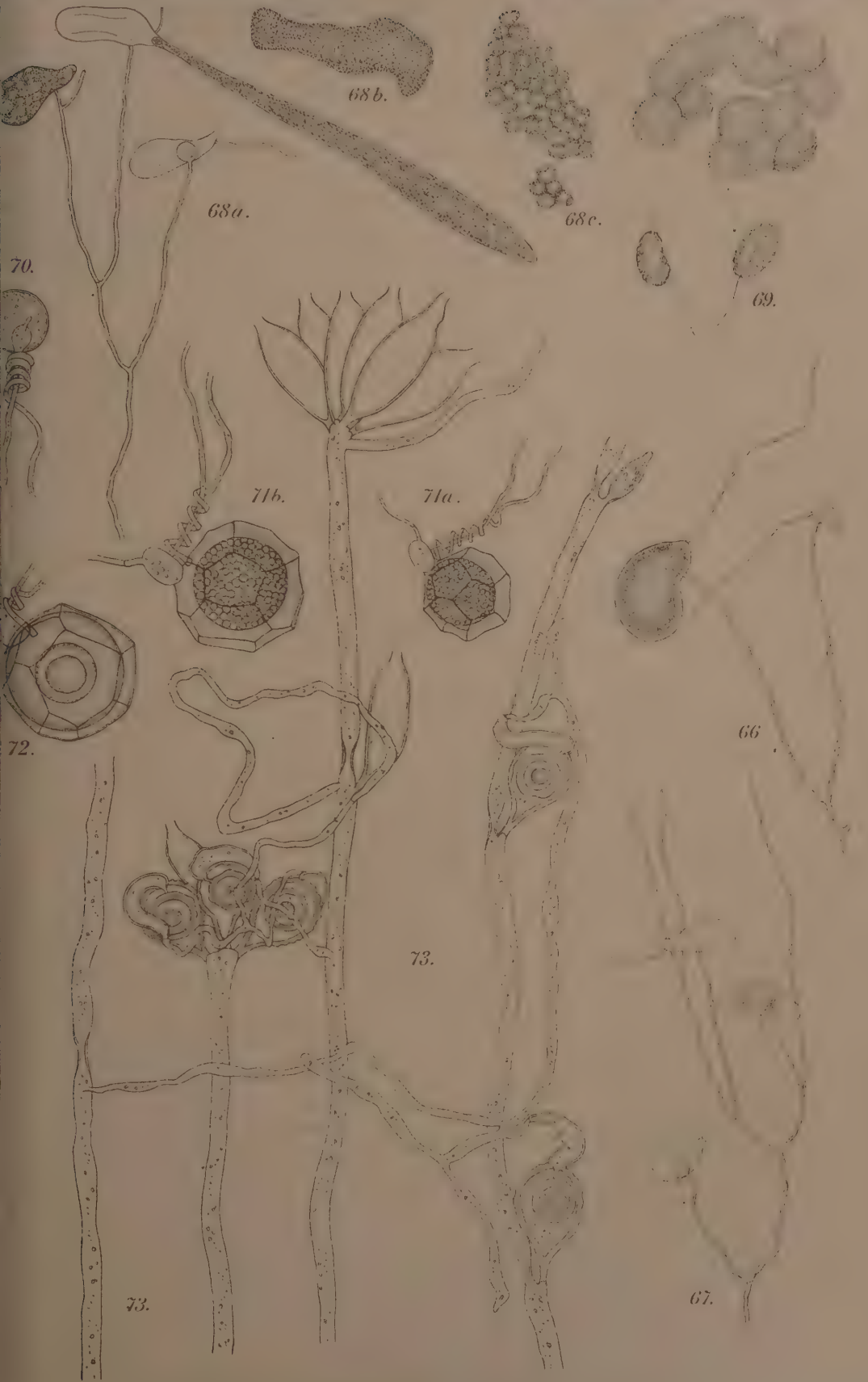
Blastocladia ramosa u. *Saprolegnia curvata*



Pythiophora, Pythium, Pythiogeton

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Ind. Anst.v. A. Goltzsch Jena

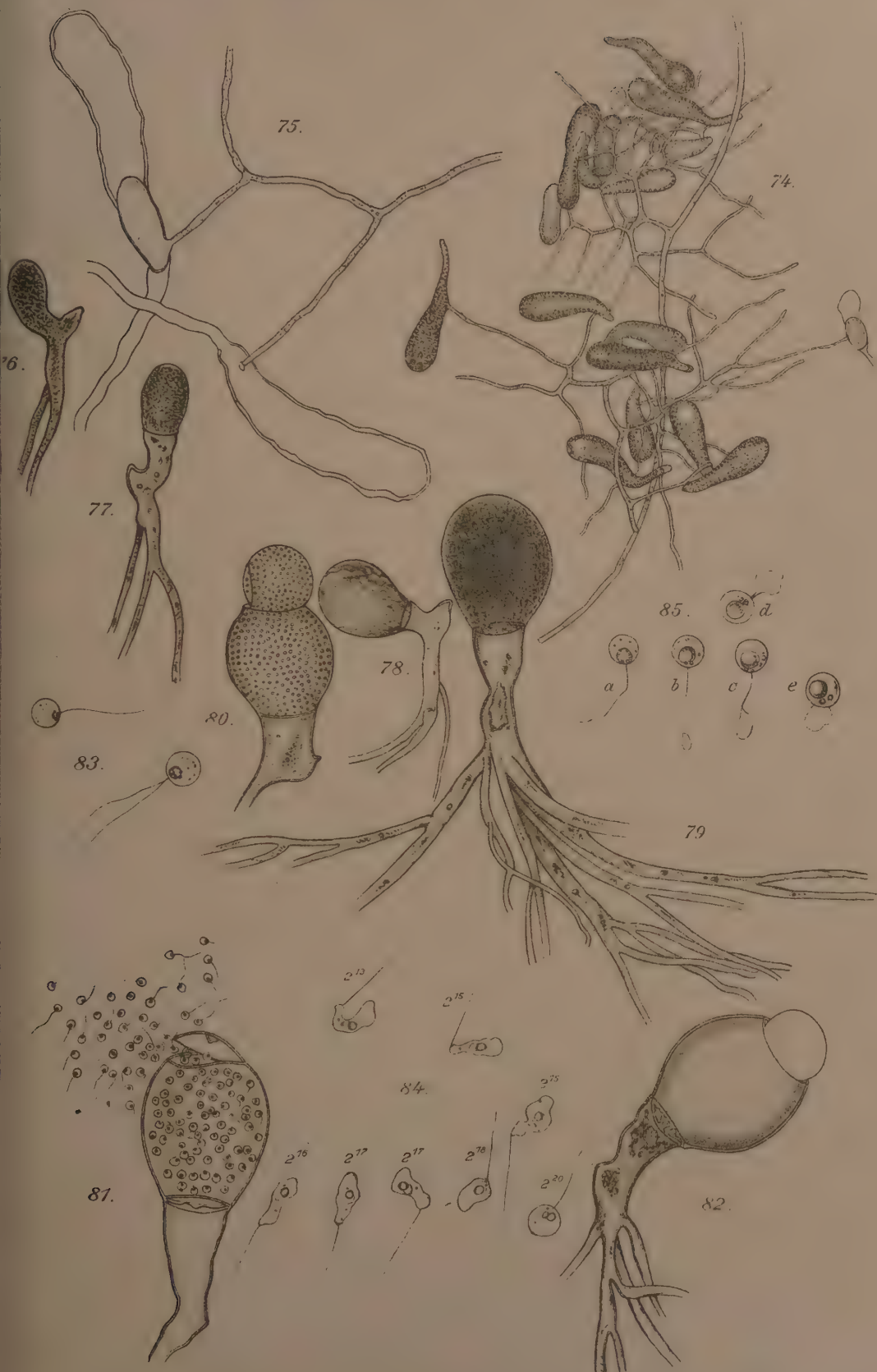


Pythiogeton transversum u. *Sapromyces Reinschii*

Minden 1908

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Lith. Anst. v. A. Gutsch. Jena



Pythiogeton ramosum u. *Macrochytrium botrydiodes*

Tafel VII.

Pythiogeton transversum Fig. 66—72. *Sapromyces*
Reinschii Fig. 73.

Fig. 66. Verzweigte Hyphe mit einem reifen und zwei unentwickelten Sporangien.

Fig. 67. Verzweigte Hyphe mit drei entleerten Sporangien; Sekundärsporangien in den Hüllen jener in Bildung.

Fig. 68. Hyphe mit drei Sporangien; das eine dieser im Augenblick der Entleerung. Der hervortretende Protoplast hat sich zu einer länglich-klumpigen Masse (b) zusammengezogen, die in c in den Sporen zerfallen ist.

Fig. 69. Zerfall des Protoplasten in die Schwärmer bei stärkerer Vergrößerung. Die kontraktilen Vakuolen als helle Fläche erkennbar.

Fig. 70. Oogon nebst Antheridium, ganz unentwickelt.

Fig. 71 a und b. Weitere Entwicklungsstufen.

Fig. 72. Oogon mit reifer Oospore.

Fig. 73. *Sapromyces*, einige nebeneinander gewachsene Pflänzchen mit Sporangien und Geschlechtsorganen; Antheridien an langen Nebenästen.

Tafel VIII.

Pythiogeton ramosum Fig. 74—75. *Macrochytrium*
botrydioides Fig. 76—85.

Fig. 74. Hauptfaden mit zwei sparrig reich verzweigten Nebenästen, die die Sporangien tragen.

Fig. 75. Zwei entleerte Sporangien einer *Pythiogeton*-Art von der Oberfläche einer untergetauchten faulenden Apfelsinenschale.

Fig. 76—78. *Macrochytrium*, jugendliche Pflänzchen mit Sporangien.

Fig. 79. Pflänzchen mit einem Sporangium.

Fig. 80. Sporangium im Beginn der Entleerung.

Fig. 81. Sporangium während der Entleerung, später.

Fig. 82. Pflänzchen mit entleertem Sporangium.

Fig. 83. Zwei Schwärmsporen, die eine (anormal) mit zwei Cilien.

Fig. 84. Gestaltungsformen derselben amöboid kriechenden Schwärmspore, nach kurzen Zwischenräumen gezeichnet.

Fig. 85. Zerfall der Cilie unter immer weitergehender Quellung derselben.

Die Bindung des Luftstickstoffs durch Mikroorganismen.

Auf Grund neuerer Arbeiten umfassend dargestellt

von

Dr. Eddelbüttel in Hamburg.

Mit einer Tafel.

I. Teil.

Die Assimilation des ungebundenen, elementaren Stickstoffs durch Azotobacter.

Die Kenntnis der Bindung des atmosphärischen Stickstoffs durch Mikroorganismen beruht auf Untersuchungen, die nicht viel mehr als zwei Jahrzehnte zurückgehen. In diesem Zeitraum hat sich, angeregt durch die Arbeiten von KÜHN, CARON und die aufsehen-erregenden Entdeckungen von WINOGRADSKY und BEIJERINCK, eine immer mehr steigende Zahl von Forschern, Landwirtschaftlern und Bakteriologen mit dem Studium der ungemein anziehenden und gleichzeitig so bedeutenden Stickstofffrage befaßt. Die Veröffentlichungen über diesen Gegenstand haben heute einen derartigen Umfang erreicht, daß es nützlich erscheint, in zusammenhängender Darstellung die erreichten Resultate zu behandeln und kritisch zu würdigen (Tafelfig. 1 u. 2).

Die Vorgeschichte sei kurz vorangestellt ¹⁾.

Daß im Boden unbekannte Stickstoffquellen den höheren Pflanzen zur Verfügung stehen müssen, wurde von KÜHN, CARON u. a. zunächst aus der Tatsache erkannt, daß Ackerböden bei jahrelanger Bebauung mit Getreide, trotzdem kein Stickstoff zugeführt wurde, steigende, wenn auch nicht hohe Erträge lieferten. Der Grund hier-

¹⁾ Eine ausführliche geschichtliche Darstellung gibt VOGEL (Centralbl. f. Bakt. II, Bd. 15, S. 33 ff.). An die treffliche Zusammenfassung der bis 1898 erschienenen Arbeiten über die Stickstoffbindung dieses Autors schließe ich mich im folgenden an.

für konnte nicht darin gesucht werden, daß dem Boden ein hoher Stickstoffvorrat zu Gebote stand, denn Stickstoffdüngung ergab eine Erhöhung der Ernte. Auch für den Waldboden mußte eine verborgene Stickstoffquelle vermutet werden. Trotzdem jährlich eine gewisse Menge Stickstoff im Holze der Bäume festgelegt und kein Stickstoff zugeführt wird, macht sich nirgends ein Rückgang in dem Gedeihen der Wälder bemerkbar. HENRY konnte zeigen, daß in der Tat im Laub eine ständige Anreicherung an Stickstoff stattfindet, die ungefähr der im Holze festgelegten Menge gleichkommt. Die Ursache dieses Stickstoffzuwachses im Boden suchten die genannten Forscher in der Tätigkeit von Bodenbakterien. Es schien von vornherein ganz unwahrscheinlich, daß chemische Kräfte hier wirksam waren. Gewiß ist nicht zu vergessen, daß durch die Niederschläge dem Boden aus der Luft Ammoniak und auch Stickstoffoxyde zugeführt werden. Ihre Menge ist aber jedenfalls auf dem Lande zu gering (England auf dem Lande 0,97 mg Ammoniak pro 1 l Niederschlag, in den Städten 5,14 mg), um einen wesentlichen Einfluß auf den Stickstoffgehalt des Bodens gewinnen zu können. Die Ansicht der Festlegung des Luftstickstoffs im Boden durch chemische Prozesse, wie sie BONNEMA als einziger annahm, kann im Ernste nicht aufrecht erhalten werden, woher sollten die hierzu nötigen gewaltigen Energiemengen genommen werden. Eine derartige Bindung kann nur in der Luft durch die elektrischen Entladungen während der Gewitter stattfinden, die Menge der so entstehenden Stickstoffoxyde ist jedoch, wie eben erwähnt, sehr gering. So bleibt als Erklärung für die Tatsache der Stickstoffanreicherung des Bodens nur noch die Annahme übrig, daß Stickstoff assimilierende Bakterien im Boden tätig sind. Diese Vermutung, welche heute allgemein anerkannt wird, auch von ursprünglichen Gegnern wie PFEIFFER (PFEIFFER, GUTTMANN und THIEL), fand frühzeitig eine gewisse Bestätigung durch die Untersuchungen BERTHELOTS, nach denen die Stickstoffbindung durch Erhitzen des Bodens auf 100° unterbrochen wurde. Die direkte quantitativ chemische Bestimmung des Stickstoffzuwachses im Boden hat sehr wechselnde Erfolge gehabt. KRÜGER und HEINZE scheinen die Zunahme ermittelt zu haben, THIELE und KOCH dagegen haben sich vergeblich bemüht, in unbehandelten frei liegenden Böden einen Stickstoffgewinn festzustellen. KOCH fand einen solchen erst mit Deutlichkeit dann, wenn die Erde in Vegetationsgefäßen vor

Regen geschützt aufbewahrt wurde. Die früheren Mißerfolge erklären sich somit daraus, daß der gebildete Nitratstickstoff durch Niederschläge ausgewaschen wird, wenn er nicht von Pflanzen verwertet wird.

Die Isolierung der in diesem Sinne wirksamen Bakterien gelang zuerst WINOGRADSKY und bald darauf BEIJERINCK. Für das Gelingen der Kulturen war erforderlich, daß nur minimale Mengen von gebundenem Stickstoff in den Nährlösungen geboten wurden. Nur dann behielten WINOGRADSKYS Clostridien und BEIJERINCKS *Azotobacter* die Oberhand über die übrigen Bodenbakterien, denen sie bei Anwesenheit genügender Mengen von gebundenem Stickstoff (bereits bei 10 mg Salpeter pro Liter) stets unterlagen. Der Beweis der Stickstoffbindung durfte jedoch nicht auf die Tatsache beschränkt werden, daß die genannten Bakterien imstande waren, auf den nahezu stickstofffreien Nährlösungen zu gedeihen. Vielmehr war es nötig, durch die quantitative Analyse den Stickstoffgewinn in den einzelnen Kulturen genau festzustellen. Sowohl WINOGRADSKY als auch BEIJERINCK gingen in dieser Weise vor.

Nach dem Vorgange von BEIJERINCK wurde *Azotobacter* bald aus zahlreichen Böden und Sanden isoliert, und sogar in den jungfräulichen Böden hoher Gebirge¹⁾, wie selbst auch in den verschiedensten Meeren gefunden. In den sauren Moorböden fehlte dies Bakterium jedoch stets. Eine so allgemeine Verbreitung allerdings, wie man sie nach diesen Funden annahm, kommt nach KOCHS (3) Untersuchungen dem *Azotobacter* nicht zu. KOCH vermochte in manchen Acker- und Waldböden *Azotobacter* nicht nachzuweisen. Enthält ein Boden das Bakterium, so entwickeln sich durch Aussaat einiger Gramme dieses Bodens in eine stickstofffreie Nährlösung schon nach wenigen Tagen auf der Oberfläche treibende Häute, die sich bald braun verfärben, und nach denen BEIJERINCK die Artenbenennung wählte. Aus diesen Deckhäuten können durch Ueberimpfung auf Mannitagarplatten Reinkulturen von *Azotobacter* erhalten werden. Je nach Art der Ernährung und dem Alter der Kulturen bieten die *Azotobacter*-Zellen ein sehr verschiedenes Aussehen. VOGEL gibt die folgende anschauliche Beschreibung des Bakteriums: „In sehr stickstoffarmen Nährlösungen zeigen sich vor-

1) Nach HEINZE auf der Zugspitze. STOKLASA fand *Azotobacter* im Hochgebirge nur dann, wenn auch Algen im Boden vorhanden waren.

nehmlich dicke, kurze Stäbchen, welche oft zu riesigen Diplokokken verbunden erscheinen. Bei vereinzeltten Zellen ist in jungen Kulturen eine ruhige, langsame, durch eine polare Cilie verursachte Bewegung zu beobachten. Sehr häufig erkennt man Vakuolen im Innern der Zellen. Beim Eintritt der Braunfärbung in den Kulturen wird die Größe der Individuen geringer und ihre Gestalt mehr kugelig, so daß man zuweilen Kokken vor sich zu haben glaubt. Nicht selten sind diese Formen zu Sarcina-ähnlichen Paketen vereinigt. *Azotobacter chroococcum* bildet sehr leicht Involutionsformen, welche Riesenzellen von 10—15 μ darstellen, zuweilen auch den Eindruck von Amöben oder Hefezellen machen können. Zur Sporenbildung sind *Azotobacter*-Arten nicht befähigt.“ Es stellte sich von Anfang an heraus, daß *Azotobacter* ausgesprochen aërob ist. Damit ist es auch erklärlich, daß dieses Bakterium in gut durchlüfteten Böden und in geringerer Tiefe besonders zahlreich gefunden wurde (BROWN IV, LÖHNIS I). Die für *Azotobacter* so typische Braunfärbung hat zu der Vermutung Anlaß gegeben, daß die braune Farbe der Felder auf *Azotobacter* zurückzuführen ist. Außer dem *Azotobacter chroococcum* gelang es noch andere *Azotobacter*-Formen aufzufinden, die ebenfalls die Fähigkeit, den Luftstickstoff zu binden, aufwiesen. Als besondere Arten wollen LÖHNIS-WESTERMANN, die diese Formen ausführlich bearbeitet haben, sie einstweilen nicht auffassen. Sie sind am besten als verschiedene Stämme zu bezeichnen, die zu Typen zusammengefaßt werden können. Es sind dies die eigentlichen *Chroococcum*-Stämme, der Typus *Azotobacter Beijerinckii* mit schwefelgelber Verfärbung, die sich lebhafter bewegend und fluoreszierenden Stämme von *Azotobacter agile*, dem auch der in Nordamerika verbreitete *Azotobacter Vinelandii* zugehören soll und die glasig-farblosen, schleimbildenden, unbeweglichen Stämme von *A. vitreum*. Während die *Beijerinckii*- und *Agile*-Stämme den *Chroococcum*-Stämmen in der Bindungskraft nicht nachstehen, ja, diese sogar übertreffen können, assimilieren die *Vitreum*-Stämme den Luftstickstoff nur schwach. Die Unterschiede in der Stickstoffbindungskraft bei den im folgenden nur in Frage kommenden *Azotobacter chroococcum*-Stämmen können bis 25 Proz. des Mittelwertes (2,8 mg N pro 1 g Glukose nach LÖHNIS-WESTERMANN) nach oben und unten betragen. Diese Feststellung ist für die Beurteilung der von den

verschiedenen Autoren in ihren Kulturen erzielten Stickstoffgewinne nicht ohne Bedeutung.

Ehe wir uns nun den Kulturversuchen mit *Azotobacter* zuwenden, die über die Lebensbedingungen und die eigenartige Fähigkeit der Assimilation des elementaren Stickstoffs Aufschluß gegeben haben, scheint es geboten, die Grundlage aller Kulturresultate, die Methode der Stickstoffbestimmung, vor allem ihre Zuverlässigkeit zu behandeln. Zur Anwendung gelangte in allen Fällen die Bestimmung des Stickstoffs nach KJELDAHL, zuweilen, wenn Nitrate in der Substanz vorhanden sind, mit der JODLBAUERSchen Variation. Diese Methode besteht in der Ueberführung des Stickstoffs in der organischen Substanz in Ammoniak durch Kochen mit konzentrierter Schwefelsäure unter Zusatz von etwas Phosphorsäureanhydrid und einem Tropfen Quecksilber. Die Masse verkohlt zunächst, wird dann aber nach fortgesetztem Kochen durch die oxydierende Wirkung der Schwefelsäure farblos. Das Quecksilber dient hierbei wahrscheinlich als Sauerstoffüberträger. Das Ammoniak wird nach überschüssigem Zusatz von Natronlauge in eine bekannte Menge Säure von bestimmtem Gehalt überdestilliert und hierin durch Titrieren bestimmt. Der Stickstoffgehalt ist dann zu berechnen. Der Wert dieses verhältnismäßig einfachen Verfahrens für die Bestimmung so geringer Mengen Stickstoff, wie sie in den Kulturen von *Azotobacter* auftreten, ist wiederholt bezweifelt worden. Es wurde auf mancherlei Fehlerquellen hingewiesen, unter anderen auf den störenden Einfluß eines zu hohen Zuckergehaltes, der zur Ernährung des Bakteriums nötig ist, und der immer vorhandenen völligen Gleichförmigkeit blinder Kontrollversuche. Es ist weiterhin nicht immer darauf geachtet worden, gleiche Impfmengen anzuwenden und den Stickstoffgehalt des Impfmateri als zu berücksichtigen. Alle diese Fehlerquellen jedoch lassen sich bei sorgfältiger Durchführung der Kulturen und Analysen sehr wohl vermeiden. Welche Genauigkeit dann mit der KJELDAHLSchen Methode zu erreichen ist, hat unter anderen CHARLOTTE TERNETZ gezeigt, indem sie bekannte Mengen Asparagin der Analyse unterwarf. Bei Anwendung von 15 mg Asparagin betrug die berechnete Stickstoffmenge 2,8065 mg, die gefundene 2,8431 mg, bei 3 mg Asparagin wurde berechnet 0,5613 mg N, gefunden 0,6177 mg, bei 1,5 mg Asparagin berechnet 0,28065 mg, gefunden 0,2808 mg Stickstoff. Die Fehler betrugen also + 0,0366, + 0,0564,

+ 0,00015 mg, im Mittel 0,0315 mg, das sind $2\frac{1}{2}$ Proz. Diese Resultate können als sehr befriedigend bezeichnet werden, sie zeigen, daß auch sehr geringe Stickstoffmengen mit Hilfe der KJELDAHL'schen Methode mit ausreichender Genauigkeit ermittelt werden können. Daß die gefundenen Werte stets etwas zu groß sind, mag auf die Anwendung der Glasgefäße, Kautschukverbindungsstücke und Stopfen zurückgeführt werden. Auch die Parallelbestimmungen vieler Autoren bezeugen im allgemeinen die Brauchbarkeit dieser Methode.

Erweisen sich nun die Kulturmethoden, nach denen das Bakterium gezüchtet wurde, als ebenso brauchbar? Eine Lösung dieser Frage wollen wir im folgenden an den Resultaten der äußerst zahlreichen Kulturversuche, die die Lebensbedingungen des *Azotobacter* aufdecken sollten, zu geben versuchen. Dabei beschränken wir uns zunächst auf die Kulturen, die durch Impfung in flüssigen Nährlösungen nach den Angaben von REMY angestellt wurden.

Für das Gelingen der Kulturen war es, wie bereits ausgeführt, erforderlich, daß keine Stickstoffverbindungen geboten, andererseits aber eine kohlenstoffhaltige Energiequelle wie auch gewisse Mineralien zugefügt wurden.

Zahlreiche Autoren haben sich der Frage zugewandt, welche C-Quelle die höchsten N-Gewinne bedinge. BEIJERINCK fand Mannit als sehr gut geeignet, und nach dem Beispiel dieses Forschers wurde Mannit zunächst immer den *Azotobacter*-Kulturen geboten. Es stellte sich jedoch bald heraus, daß auch andere C-Quellen sehr wohl geeignet waren, und daß zahlreiche Kohlehydrate wenigstens befriedigende Resultate ergaben. Eines der wenigen Kohlehydrate, die von BEIJERINCK, GERLACH und VOGEL für unbrauchbar erklärt wurden, ist die Laktose. HOFFMANN und HAMMER stellten jedoch neuerdings fest, daß auch dieser Zucker von *Azotobacter* bei Mischkulturen zerlegt und verwertet wird, ja sogar besser als Mannit und Dextrose, welche neben Mannit recht häufig den Kulturen geboten wird. Sobald Reinkulturen vorlagen, änderte sich allerdings das Bild: pro 1 g Kohlehydrat wurden gebunden bei Mannit 14,4 mg, Dextrin 13,4 mg, Sucrose 11,70 mg, Inulin 10,85 mg, Lävulose und Arabinose 10 mg, Dextrose 8,95 mg, Laktose 7,20 mg Stickstoff. Die geringste Menge, 4,55 mg, wurde in den Reinkulturen auf 1 g Xylose gebunden. Daß die letztere jedoch in Misch-

kulturen, die durch Impfung mit Erde gewonnen wurden, vorzüglich ausgenutzt werden kann, das zeigten LÖHNIS und PILLAI. Nach ihnen ergab die Xylose nächst dem Mannit die höchsten N-Gewinne. Im Hinblick auf die Bindung des N in der freien Natur erscheint diese Tatsache bemerkenswert. Pektinstoffe, die im Boden eine Rolle spielen, wurden nach KRAINSKY nicht gut verwertet. Wie steht es jedoch mit der Cellulose? Wenn auch keine unmittelbaren Schlüsse aus den Resultaten flüssiger Kulturen auf die N-Bindung im Boden gezogen werden dürfen, so bietet diese Frage doch großes Interesse. Ohne einen Kunstgriff anzuwenden, gelang es nicht, *Azotobacter* zur Ausnutzung der Cellulose zu bringen. PRINGSHEIM hatte bei den ebenfalls N-bindenden Clostridien die Beobachtung gemacht, daß die Cellulose erst ausgenutzt wird, wenn ihre Vergärung durch Cellulosebakterien bereits eingesetzt hat. Die gleiche Erfahrung machte PRINGSHEIM ein Jahr später mit *Azotobacter*-Kulturen. Wurden Reinkulturen von *Azotobacter* und von Methan bildenden Cellulosevergärrern gemischt, und ihnen als einzige C-Quelle Cellulose geboten, so brachte es *Azotobacter* auf einen N-Gewinn von 4,5 mg pro 1 g vergorener Cellulose. Mit dieser Zahl bleibt *Azotobacter* hinter den Leistungen der Clostridien bei den gleichen Bedingungen und den eigenen Leistungen bei Darbietung anderer C-Quellen bedeutend zurück. Immerhin ist der Nachweis erbracht, daß bei Anwesenheit von Cellulose vergärenden Bakterien *Azotobacter* wenigstens in Flüssigkeitskulturen Cellulose ausnutzen kann, wahrscheinlich, indem es die Zerfallsprodukte der Cellulose verarbeitet. Die Cellulosebakterien isolierte PRINGSHEIM aus Ackererde.

Nächst der Cellulose sind es die Humusstoffe, deren Verwendbarkeit als Energiequelle weit größere Bedeutung hat als die des Mannit, der Dextrose und Laktose. HEINZE zeigte bereits, daß 1-proz. Humussäure von *Azotobacter* gut verarbeitet werden kann, wenn geringe Mengen Dextrose in der Lösung vorhanden sind. Andere Forscher, BERTHELOT, WARMBOLD und LÖHNIS stellten jedoch fest, daß künstliche Humusstoffe meist ungeeignet sind, während natürlicher Humus ansehnliche Stickstoffgewinne ergeben kann. LÖHNIS fand sogar bei Darbietung von Humussäure, die durch KOH neutralisiert wurde, N-Verluste. Schon aus diesen Resultaten geht hervor, daß die Herkunft und Zusammensetzung der

Humusstoffe nicht ohne Einfluß ist. Größere Klarheit haben in diese Frage neuere Untersuchungen gebracht. KRZEMIENIEWSKI (2) war der erste, der die Wirkung des Humus experimentell genau festzulegen versuchte. Es zeigte sich, daß der Zusatz von Erde zu den Mannit- oder Glukosekulturen von überraschendem Erfolg war. Die Stickstoffgewinne, die damit erzielt wurden, waren höher als in Kulturen ohne Erdzusatz. Das gilt sowohl für Roh- als auch für Reinkulturen:

Rohkultur mit frischer Erde in 10 Tagen	13,8 mg N pro 1 g Mannit
„ ohne „ „ 19 „	8,0 „ „ „ 1 „ „
Azotobacter in Reinkultur mit Erde in 25 Tagen	6,6 mg N pro 1 g Glukose
„ „ „ ohne „ „ 31 „	1,1 „ „ „ 1 „ „

Wurde an Stelle der Erde wässriger, humusfreier Bodenextrakt geboten, so hob sich der N-Gewinn nur wenig über denjenigen, welcher ohne irgendeinen Zusatz erzielt wurde. Starke Zunahmen jedoch traten auf, wenn Kalium- oder Calciumhumate den Reinkulturen beigelegt wurden; es standen dann diese nicht den Rohkulturen mit Erdzusatz nach. Als ganz besonders geeignet erwies sich das Kaliumhumat: in 10 Tagen wurden 14,9 mg N pro 1 g Glukose gebunden. Zuckerhumat war wirkungslos. Wenn also der Zusatz von Erde fördernd auf die Azotobacter-Kulturen einwirkte, so war dies den Humusstoffen und nicht den löslichen, im Extrakt enthaltenen Bodenbestandteilen zu verdanken. BEIJERINCK setzte bereits häufig seinen Kulturen etwas sterilisierte Erde hinzu, ohne jedoch die Aktivität solcher Kulturen mit erdefreien zu vergleichen. KRZEMIENIEWSKI weist nun darauf hin, daß BEIJERINCKs Resultate die seinen durchweg stützen, da sie durch den Erdzusatz in demselben Sinne beeinflußt wurden. Tatsächlich zeigt ein Blick auf die BEIJERINCKschen Tabellen, daß mit geringen Ausnahmen die fördernde Wirkung des Erdzusatzes deutlich hervortritt. Eigenartig ist nun die Rolle, welche die Humusstoffe bei der Stickstoffbindung spielen. Sie könnten sowohl als Kohlenstoff- als auch als Stickstoffquelle in Frage kommen. Es zeigt sich jedoch, daß sie offenbar weder in der einen noch in der anderen Weise verwendet werden. Ohne eine andere C-Quelle ist der Zusatz von Humaten gänzlich erfolglos, andererseits dürfen nur geringe Humusmengen beigelegt werden, wenn nicht die N-Bindung wieder herabgehen soll. Das Optimum liegt bei 200 ccm Nährlösung und 2—2,75 Proz. Glukose in 0,2—0,5 g Na-Humat. Daß die Humusstoffe keine N-

Quellen für *Azotobacter* darstellen, konnte KRZEMIENIEWSKI dadurch widerlegen, daß die Humate keinen N abgeben, außerdem war anzunehmen, daß, wenn *Azotobacter* seinen geringen N-Bedarf aus den Humaten deckt, diese durch andere N-haltige Verbindungen zu ersetzen wären; das war jedoch nicht der Fall. Welche Wirkung nun den Humusstoffen zukommt, bleibt vorläufig noch ungelöst. Denkbar wäre es ja, daß sie katalytische Aufgaben hätten. Eine andere Frage ist ihrer Lösung jedoch sehr nahegebracht worden: welche Bestandteile des Humus wirksam sind. KRZEMIENIEWSKI, der sich die Humussäure zu seinen Versuchen selbst aus Erde herstellte, machte die Entdeckung, daß nicht jeder Boden eine gleich wirksame Humussäure lieferte. Am besten geeignet war Erde eines Versuchsfeldes, die eines Gartens dagegen weniger. Auch die chemische Behandlung der Humusstoffe war nicht ohne Einfluß; so verlieren mit Salzsäure behandelte ihre Fähigkeit, auf die N-Bindung einzuwirken. Für diese Erscheinung sind inzwischen zwei Erklärungen gefunden worden. REMY und RÖSLING untersuchten, nachdem sie zu denselben Resultaten wie KRZEMIENIEWSKI gekommen waren, die Humusstoffe einer großen Anzahl Böden, deren Düngungsweise während mehrerer Jahre bekannt war. Die Wirkung der einzelnen Humusstoffe war sehr verschieden, doch ohne Parallele zur Art der Düngung. Wohl aber zeigte sich eine Abhängigkeit von der Bearbeitung. Sand, mit Rinderdünger fest eingestampft, gab einen weniger wirkungsvollen Humus, als wenn der Sand mit dem Dünger regelmäßig umgeschaufelt wurde. Bei Feldversuchen mit Kartoffel und Hafer trat nun merkwürdigerweise keinerlei Reizwirkung durch Humussäure ein. Wohl aber konnten durch Kalisilikate und Natronwasserglas sowie Phonolithmehl gute Erfolge erzielt werden (bei einem Erdversuch wurden auf 1 g Mannit 15,9 mg N gebunden). REMY und RÖSLING kamen somit auf den Gedanken, der von KASERER bereits vertreten war, daß die gute Wirkung der Humussäure vielleicht auf ihren Gehalt an Kieselsäure zurückzuführen sei. Durch die Feststellung jedoch, daß *Azotobacter* auf chemisch reiner Kieselsäure bei Anwesenheit von Mannit nicht wachsen wollte, sondern erst nach Zusatz des in nicht gereinigter Kieselsäure immer vorhandenen Eisens sich zu entwickeln begann, wurde den Untersuchungen eine neue Richtung gegeben. Sollte das Eisen der geheime Förderer sein? In der Tat ergab eine Nach-

prüfung, daß in allen zuletzt genannten Nährböden: Kalisilikat (Martellin), Natronhumuskieselsäure und Phonolith viel Eisen und in Natronwasserglas geringere Mengen nachzuweisen waren. Aber auch die angewendeten Humusstoffe enthielten dieses Element; in 0,1 g roher Humussäure aus Mistbeeterde fanden sich 1,84 mg Fe. War mithin in allen wirksamen Nährböden Eisen vorhanden, so mußte umgekehrt, wenn das Eisen von ausschlaggebender Bedeutung sein sollte, in den fehlgeschlagenen Kulturen das Eisen fehlen, oder nur in Spuren zugegen sein. Auch dies bestätigte sich. Humusstoffe, die mit Salzsäure ausgekocht wurden, waren wirkungslos gewesen, die Untersuchung auf Eisen ergab, daß in 0,1 g eines solchen Humates nur noch 0,22 mg Fe enthalten war. Wurde einer Kultur mit der gereinigten Humussäure Eisen in Gestalt von Fe_2O_3 oder Eisentonerde und Kieselsäure hinzugefügt, so stieg der Stickstoffgewinn von 1,24 mg auf 7,32 mg pro 1 g C-Quelle. Ein Zusatz von Toneisenerdelösung allein hatte diesen Erfolg nicht, ebenso auch nicht, wie ja auch nicht zu erwarten war, die Zugabe von gereinigter Kieselsäure. Als optimale Eisenmenge ergab sich 15 mg Eisen.

Die Resultate dieser Kulturversuche scheinen keinen Zweifel darüber zu lassen, daß das Eisen ein notwendiger Faktor für eine gute Entwicklung der Azotobacter-Kulturen ist. Ob das Eisen jedoch der einzig wirksame Bestandteil der Humusstoffe ist, dürfte wohl fraglich sein. Darauf weist auch der Umstand hin, daß, obwohl 15 mg Eisen das Optimum darstellen, die optimale Humussäuremenge 0,1 g war und diese enthält im günstigen Falle nur 1,84 mg Fe. Daß die mit HCl gekochte Humussäure ihre Wirkung eingebüßt hatte, kann auch auf eine andere Veränderung in ihrer Zusammensetzung zurückgeführt werden. Wie kommt es aber, daß die Humusstoffe verschiedener Herkunft so ungleichen Einfluß auf die Kulturen ausübten, sollte ihr Eisengehalt wirklich so verschieden gewesen sein? An Eisen pflegt es in Erdböden nicht zu mangeln. Sind aber, wie eigentlich anzunehmen ist, in diesen Humusstoffen gleiche Mengen Eisen vorhanden gewesen, dann muß doch noch ein anderer für die N-Assimilation wirksamer Bestandteil in ihnen zu suchen sein. KASERER nennt als solchen den Tonerde- und Kieselsäuregehalt der Humusstoffe. Diesen komme die Bedeutung zu, welche dem Eisen zugeschrieben wird. Die gebrauchten Nährböden

lassen sich auf ihren Fe-Gehalt nicht kontrollieren, die Eisenlösung sei nur unter ganz besonderen Vorsichtsmaßregeln rein von Tonerde zu erhalten. Die Beweise hierfür sollen noch erbracht werden. Es erscheint nicht unmöglich, daß ein Zusammenwirken von Eisen, Tonerde und Kieselsäure die günstige Wirkung eines Humus- oder Erdzusatzes bedingt. Dafür spricht auch die Tatsache, daß REMY und RÖSLING bei Anwesenheit von Eisen und Kieselsäure etwas bessere Resultate erzielten als bei alleinigem Eisenzusatz, und daß ebenso gut wie durch Eisenzusatz zu einer Kultur mit gereinigter Humussäure auch der Zusatz von Toneisenerde und Kieselsäurelösung die Stickstoffassimilation bedeutend erhöhte. Ein ganz besonders gutes Resultat (15,97 mg N pro 1 g C-Quelle gegen 7,32 mg bei Fe_2O_3 -Zusatz) wurde erzielt, wenn außerdem noch Birkacid, ein durch ozonisierte Luft aus Birkenholz gewonnenes Produkt, zugefügt wurde. Es bleibt zu untersuchen, ob dieser Erfolg wirklich dem sonst ganz unwirksamen Birkacid zuzuschreiben ist, oder vielmehr allein dem Eisen, der Tonerde und der Kieselsäure zu verdanken war.

Die C-Quellen, die möglicherweise für eine Stickstoffbindung durch *Azotobacter* im Boden in Betracht kommen können, haben wir hier mit ihrer Wirkungsweise in künstlichen Flüssigkeitskulturen kennen gelernt. Welche C-Quelle steht nun aber dem im Meere überall auftretenden *Azotobacter* zur Verfügung? Die Tatsache, daß *Azotobacter* und Clostridien fast immer an Tangen gefunden werden, legte den Gedanken nahe, im Agar dieser Tange den C-Lieferanten der N-bindenden Bakterien zu suchen. H. und E. PRINGSHEIM versuchten die Verwendbarkeit von Agar-Agar als Energiequelle in flüssigen Kulturen zu erproben. Ihre Resultate entsprechen durchaus denen über die Verwertung der Cellulose. Nur unter Mitwirkung eines agarlösenden Bakteriums, *Bact. gelaticus*, ließ sich die Ausnutzung des Agar erreichen. Wie bei der Cellulose erwiesen sich auch hier die Clostridien als geeigneter. Immerhin konnte durch *Azotobacter* der ansehnliche N-Gewinn von 14,0 mg N auf 1 g Agar erzielt werden.

Von den ersten Kulturversuchen mit *Azotobacter* an machte sich ein nicht ganz unerheblicher Einfluß verschiedener Mineralstoffe geltend. Ganz besonders war es der Kalk, der zu wiederholten Untersuchungen Anlaß gegeben hat. Außer ihm wurden aber auch

alle übrigen im Boden vorhandenen Mineralstoffe, besonders die Mineraldünger, in ihrem Einfluß auf das Wachstum des *Azotobacter* verfolgt. Denn auch hier gingen alle flüssigen Kulturen letzten Endes darauf hinaus, Klarheit zu gewinnen über die Tätigkeit des *Azotobacter* im Erdboden, über seine Abhängigkeit von den Bestandteilen der Erdkrume. Es wurde in früheren Arbeiten bereits wiederholt gezeigt, daß der Kalk einen sehr günstigen Einfluß auf das Gedeihen der *Azotobacter*-Kulturen ausübt. In neuerer Zeit ist diese Tatsache mehrfach wieder bestätigt worden¹⁾. Vor allem ist man aber dazu übergegangen, die N-Bindungskraft von Böden mit verschiedenem Kalkgehalt mittels flüssiger Kulturen festzustellen. Die Resultate, die hierbei erhalten wurden, sind durchweg eindeutig. So erhielt BROWN (II) durch Impfung mit Böden, die keinen Kalk erhalten hatten, mit solchen, die mit 2 Tonnen Kalk und mit 3 Tonnen Kalk pro Acre gedüngt waren, im Juni 5,52 mg, 15,07 mg und 26,21 mg Stickstoff pro 1 g Mannit. S. und H. KRZEMIENIEWSKI erhielten: 1) mit Boden, der vollständig gedüngt worden war (mit K, P, N) und Kalk erhalten hatte, im Mittel 18,9 mg N, 2) mit Boden vollständiger Düngung ohne Kalk 7,47 mg N, 3) mit Boden ohne Düngung und ohne Kalk 6,83 mg N und 4) mit Boden, der mit K und P und Kalk gedüngt war, aber keinen N erhielt, 16,75 mg Stickstoffgewinn auf 200 ccm Nährlösung. Nach diesen Zahlen ist der P-, K- und N-Gehalt nur von geringem Einfluß auf die Größe der N-Assimilation, diese wird vielmehr durch den Kalk bestimmt. KRZEMIENIEWSKI bestätigt hiermit frühere Untersuchungen von HUGO FISCHER (I) und REMY, die in ähnlicher Weise ausgeführt wurden. Diese Autoren, wie auch BROWN betrachteten nur den absoluten Kalkgehalt des Bodens, ohne seine Kalkbedürftigkeit zu berücksichtigen. Diese Kalkbedürftigkeit wird allein bestimmt durch das Gedeihen der angebauten Pflanzen, sie wechselt mithin auch mit der Art der gebauten Feldfrüchte. Es wird nun im allgemeinen einem Boden nicht mehr Kalk gegeben, als er bei Anbau der betreffenden Pflanzen verlangt. Genügt diese Menge auch für ein gutes Gedeihen des *Azotobacter*, und umgekehrt: ist aus dem *Azotobacter*-Gehalt eines Bodens auf seine Kalkbedürftigkeit zu schließen? Diesen Fragen haben sich CHRISTENSEN und LARSEN zugewandt. Es wurde das Kalkbedürfnis der Böden durch

1) HOFFMANN und HAMMER, LÖHNIS und PILLAI, REMY.

Vegetationsversuche bestimmt. Die Reaktion stark kalkbedürftiger Böden war neutral bis sauer. Azotobacter-Vegetation war durch Impfung mit ihnen nur dürrtig oder gar nicht zu erzielen. Dagegen wuchs Azotobacter gut oder sehr gut bei keinem Kalkbedürfnis, diese Böden reagierten schwach bis stark alkalisch. Kalkbedürfnis und Azotobacter-Vegetation liefen derartig parallel, daß es sehr wohl möglich erscheint, auf biologischem Wege das Kalkbedürfnis eines Bodens festzustellen. Die zeitraubenden N-Analysen sind dazu nicht nötig, es handelt sich nur darum, zu beobachten, ob und in welchem Maße Azotobacter in den Kulturen wächst.

Ebenso aber wie das Kalkbedürfnis der Entwicklung des Azotobacter in den Kulturen entspricht, steht es auch in Beziehung zu der Reaktion des Bodens. Es wäre darum nicht unmöglich, daß es allein die letztere ist, die die Azotobacter-Vegetation beeinflusst, eine Vermutung, die eine Stütze in der Erscheinung findet, daß saure Moorböden Azotobacter nicht enthalten (CHRISTENSEN II). Dann würde die Bedeutung des Kalkzusatzes allein im Neutralisieren oder Alkalisieren des Bodens liegen. Diese Aufgabe teilte BEIJERINCK in der Tat dem Kreidezusatz in seinen Kulturen zu, es sollte dadurch die häufig auftretende Buttersäure unschädlich gemacht werden. Durch die Fähigkeit jedoch, Alkali zu bilden, vermochte Azotobacter auch ohne Kalk der neu auftretenden Säure Herr zu werden. Anders liegen aber die Dinge, wenn von vornherein ein saurer Nährboden vorhanden ist, wie es bei manchen Erdböden der Fall ist. Spielt die Kalkdüngung in solchen Erden nur die Rolle des Neutralisierens, dann müßte es auch möglich sein, den Kalk durch andere alkalische Mineralstoffe zu ersetzen. Sehr umfangreiche Untersuchungen in dieser Richtung sind von REMY angestellt worden. Dadurch, daß es möglich war, den Kalk durch Magnesia zu ersetzen, wurde der Nachweis geliefert, daß die Basizität ausschlaggebend ist und eine spezifische Kalkwirkung nicht vorliegt. Daß Alkalikarbonate den Kalk nicht zu vertreten vermochten, spricht nicht gegen diesen Schluß; da die Alkalien einen ungünstigen Einfluß auf die mechanisch-physikalische wie auch die chemische Beschaffenheit des Bodens ausüben. Andererseits kann es sich auch nicht allein um die durch den Kalk bewirkte Säurebindung handeln. Dazu genügen geringe Mengen bereits vollkommen es zeigte sich jedoch, daß bei einer Steigerung des Kalkzusatzes bis

zu 25 Proz. auch der Stickstoffgewinn dauernd stieg. REMY will darum dem Kalk verschiedene Aufgaben zuerkennen: er dient zur Neutralisierung vorhandener Säuren, in geringem Grade zur Ernährung, zur Zersetzung des Bodenumus und, wo größere Mengen vorhanden sind, zur Unterdrückung weniger kalkharter Nebenbuhler des *Azotobacter* bei möglichst spezifischer Kraftquelle. Unter natürlichen Bedingungen würde die letztere Aufgabe keine Bedeutung besitzen, da einesteils größere Kalkmengen im Boden zu fehlen pflegen, vor allem aber stets sehr mannigfaltige Kraftquellen zur Verfügung stehen. Unter normalen Umständen muß auch der Nährwert des Kalkes eine ganz untergeordnete Rolle spielen, das geht aus seiner Ersetzbarkeit durch *Magnesia* hervor, weiter aber aus einer Analyse der Bakterienmasse von *Azotobacter*, die von STOKLASA vorgenommen wurde. Es wurden in der Trockensubstanz gefunden:

an Gesamtstickstoff	11,3	Proz. N
„ Reinasche	8,6	„ „
„ Gesamtphosphorsäureanhydrid	4,93	„ „
„ Kaliumoxyd	2,41	„ „

Die Hauptbestandteile der Reinasche sind also K_2O und P_2O_5 . Diese beiden Stoffe müssen demnach in den Nährstoffen unbedingt vorhanden sein. Von einem CaO -Gehalt erwähnt STOKLASA nichts. Es ist darum wohl anzunehmen, daß kein Calcium oder nur verschwindend geringe Mengen in der Bakterienmasse vorhanden waren.

Die Notwendigkeit des Phosphors für das Wachstum des *Azotobacter* ist seit langem erkannt worden. Fast durchweg wird den Nährböden ein Zusatz von dem basischen sekundären Kaliumphosphat K_2HPO_4 gegeben, nicht aber von dem primären KH_2PO_4 . Auch von den Calciumphosphaten erwiesen sich die sekundären und tertiären nach HOFFMANN und HAMMER weit förderlicher als das primäre. Auffallend ist die Tatsache, die LÖHNIS und PILLAI fanden, daß gerade die Kulturen, die mit mit Phosphor gedüngtem Boden geimpft wurden, durch einen K_2HPO_4 -Zusatz am meisten gefördert wurden. Ein Grund hierfür läßt sich, solange nicht weitere Beobachtungen vorliegen, nicht geben.

Viel umstritten ist die Frage, ob *Azotobacter* Kalium verlangt oder nicht. GERLACH und VOGEL waren 1903 zu einem negativen Resultat gekommen, das von CHRISTENSEN (I) bestätigt wurde. BENECKE bezweifelte dagegen, daß die Verfasser wirklich kalifreie

Nährböden gehabt haben, und KRZEMIENIEWSKI fand, daß erst bei Anwesenheit von *Kali Azotobacter* sich entwickelte. Daraufhin hat VOGEL noch einmal experimentelle Untersuchungen angestellt, um endlich das Kalibedürfnis des *Azotobacter* klarzulegen: Es stellte sich in der Tat heraus, daß es schwierig war, wirklich kalifreie Lösungen zu erhalten, und daß deshalb besondere Vorsichtsmaßregeln angewendet werden müssen. Dann aber zeigte sich deutlich ein günstiger Einfluß des Kaliumzusatzes, und zwar schon bei einem Gehalt von 0,3 ‰. STOKLASAS Analysenbefund ließ kaum ein anderes Ergebnis erwarten. Das Verhältnis des *Azotobacter* zu einem weiteren wesentlichen Bodenbestandteil, dem Stickstoff, haben wir, da es für dieses Bakterium in erster Linie charakteristisch und für die Isolierung ausschlaggebend ist, diesen Ausführungen vorangestellt.

Das Vorkommen des *Azotobacter* im Meere hat Veranlassung gegeben, den Einfluß des Seesalz- und Kochsalzgehaltes auf die Entwicklung der Kulturen zu verfolgen. Während KEUTNER einen 8-proz. NaCl-Gehalt ohne Schaden bieten konnte, war in den Kulturen KEDINGS der N-Gewinn bei dieser Konzentration bereits sehr gering. Seine Maximalgröße hatte er bei 2 Proz. Kochsalz und 3 Proz. Seesalzgehalt. Diese Werte entsprechen ungefähr dem NaCl- und Seesalzgehalt der Nordsee. Diese Daten beziehen sich jedoch nur auf *Azotobacter*-Kulturen, die aus dem Meere erhalten waren, die Bodenbakterien ergaben bei Anwesenheit von 1 Proz. Kochsalz bereits geringere Werte. Genauere Untersuchungen sind hierüber von LIPMAN und SHARP angestellt worden. Allerdings gebrauchten sie nicht Nährlösungen, sondern Erde als Nährboden. Es soll im folgenden noch erörtert werden, daß damit ganz andere Bedingungen gegeben werden. Die Resultate der Verff. stimmen trotzdem mit KEDINGS Befund überein. Sie wählten feinere Abstufungen und fanden, daß ein NaCl-Gehalt von 0,0—0,5 Proz. gute Stickstoffgewinne ergab, die dann schnell fielen und bei 1 Proz. bereits sehr geringfügig waren. *Azotobacter* verfügt mithin über eine gewisse Anpassungsfähigkeit, die es ihm ermöglicht, sich einem ihm sonst schädlichen Salzgehalt anzugewöhnen. Es ist anzunehmen, daß eine solche Gewöhnung auch in Kulturen durchzuführen sein wird, und daß hinsichtlich des Optimums für die Herkunft aus mehr oder weniger salzhaltigen Meeren Unterschiede herrschen werden.

Bei der großen Mehrzahl der bisher behandelten Untersuchungen wurde die Wirksamkeit von Rohkulturen, d. h. Mischkulturen verfolgt, die wohl *Azotobacter* reichlich enthielten, daneben aber auch noch andere Formen, wie vor allem *Bacterium moleste*, *B. radiobacter* und *B. aërogenes* aufwiesen. Schon BEIJERINCK versuchte die Frage zu lösen, welche Bedeutung den Begleitern des *Azotobacter*, von denen sich immer wieder zeigte, daß sie nur schwer auszuschalten sind, zukommen möchte. BEIJERINCK kam zu dem Resultat, daß es überhaupt diese Begleiter sind, die den Stickstoff assimilieren, *Azotobacter* besitzt nur die Fähigkeit, diesen außerhalb der *Moleste*- und *Radiobacter*-Zellen gebildeten Stickstoff aufzunehmen und zu speichern. Notwendig soll *Azotobacter* bei der Stickstoffbildung nur dadurch sein, daß es die bei diesem Prozeß ständig sich bildenden Säuren neutralisiert. Die Stickstoffgewinne jedoch, die BEIJERINCK in Reinkulturen und in Kombinationskulturen von *Azotobacter* und *Radiobacter*, *Azotobacter* und *Granulobacter*-Arten (*Moleste*) erhielt, lassen sich nicht miteinander vergleichen, da durch die gelegentlichen Zusätze von sterilisierter Erde ein Faktor (Humus) eingeschoben wurde, der, wie oben erörtert, einen ganz erheblichen Einfluß auf die Entwicklung der Kulturen ausübt. Spätere Kulturversuche haben dann gezeigt, daß allerdings die Begleitbakterien auch Stickstoff zu binden vermögen, daß aber dem *Azotobacter* zweifellos ein bedeutender Anteil an der Stickstoffbindung zukommt. Durch Reinkulturen wurde dies wiederholt bestätigt (GERLACH und VOGEL u. a.). Dagegen gehen die Resultate über das Bindungsvermögen der Begleiter sehr auseinander. KRZEMIENIEWSKI (II) fand, daß die Begleiter allein ungefähr nur die Hälfte des Stickstoffs banden, der von *Azotobacter* in Reinkulturen festgelegt wurde. *Bacterium aërogenes* soll nach LÖHNIS und PILLAI dagegen den Stickstoff in Reinkulturen ebenso gut binden, wie *Azotobacter*. Auch für *Bact. fluorescens*, *radiobacter*, *chryso-gloea* werden von KALANTARIAN bemerkenswerte Stickstoffbindungen mitgeteilt. Die Tatsache jedoch, daß Rohkulturen den Reinkulturen stets überlegen sind, bleibt immer bestehen. Diese Erscheinung braucht aber nicht auf der Wirksamkeit einzelner Bakterienarten zu beruhen, sondern wird wohl am besten auf das Zusammenwirken der ganzen Bakterienflora zurückzuführen sein.

Vieles ist über die Lebensbedingungen und die Lebenstätigkeit des *Azotobacter* auf dem Wege der Kultur und mit Hilfe der chemischen Analyse herausgebracht worden. Wenn auch im einzelnen die Resultate der verschiedenen Autoren nicht völlig miteinander in Einklang zu bringen sind, so ist doch über die Kohlenstoffquellen, die Abhängigkeit von Humus und von Mineralstoffen, wie Kalk-, Kali- und Phosphorsalzen, im allgemeinen Klarheit gewonnen worden. Sind aber damit brauchbare Anhaltspunkte über die Wirksamkeit des *Azotobacter* in seiner natürlichen Umgebung, im Boden gegeben? Alle bodenbakteriologischen Untersuchungen haben letzten Endes doch das eine Ziel, Einsicht zu gewinnen in das Leben und Wirken der Bakterien im Erdboden und in die damit verbundenen Umwandlungen seiner Bestandteile. Die Kenntnis dieser Umsetzungen im Boden soll dann die Möglichkeit in die Hand geben, die Umsetzungen so zu leiten, daß sie einen für das bestmögliche Gedeihen der Nutzpflanzen geeigneten Verlauf nehmen.

Die Wege, die zur Gewinnung einer genauen Kenntnis der Lebensbedingungen, der Grundvoraussetzung für die Erreichung des Endzieles führen, können verschiedene sein. Eine wohl brauchbare, doch nicht klare und einwandfreie Methode ist der Feld- oder Gefäßversuch. Durch ihn gelangt man mehr durch Ausprobieren als durch zielbewußte Ausnutzung der Lebenstätigkeiten der Bakterien, die dabei ganz unbekannt bleiben können, zu einer Behandlungsweise und Düngungsart, die die höchste Fruchtbarkeit bedingen. Eigentlich wissenschaftliche Methoden sind jedoch die Kulturen der Bodenbakterien, durch die wir erst in den Stand gesetzt werden, die durch die Bakterien veranlaßten Umsetzungen scharf zu erfassen und ihre Abhängigkeit von den verschiedensten Faktoren zu ergründen. Diesem Zwecke dienen sowohl Rein- als auch Roh- oder Mischkulturen. Während die ersteren mehr dem Studium der einzelnen Art dienen und bei den Umsetzungsversuchen häufig versagen oder schwächer wirken, werden die letzteren insbesondere gerade für das Studium der Umsetzungserscheinungen herangezogen. Es wird ihnen hierin mehr Vertrauen entgegengebracht als den Reinkulturen. Der Grund hierfür liegt darin, daß die Bakterienflora der Rohkulturen derjenigen des Erdbodens mehr entspricht, so daß also auch ihre Wirkungsweise der Bakterientätigkeit im Boden mit größerem Recht

u vergleichen ist. Es liegt klar auf der Hand, daß das immer anzustrebende Ziel, einen Vergleich zwischen Kultur und Wirklichkeit zu ziehen und gleichzeitig eine Uebertragung der Resultate der Umsetzungen in den Kulturen auf den Erdboden vorzunehmen, nur dann wirklich erreicht ist, wenn die Zusammensetzung der in den Kulturen untersuchten Bakterienfloren in möglichst hohem Grade derjenigen des Erdbodens gleicht und zwar nicht nur zu Beginn der Versuche, sondern während ihrer ganzen Dauer. Daß die Bakterienflora aber dauernd die gleiche Zusammensetzung behält, setzt voraus, daß die Lebensbedingungen der Bakterien in den Kulturen denen des Erdbodens möglichst entsprechen. Art und Menge der umzusetzenden Stoffe, Mineralgehalt, Feuchtigkeit, Durchlüftung sind einige wenige der Faktoren, auf deren Uebereinstimmung hingearbeitet werden muß. Wenden wir diese beiden Forderungen auf die *Azotobacter*-Kulturen an, so finden wir, daß ihre restlose Erfüllung von vornherein vollkommen ausgeschlossen ist. Für die Beobachtung seiner Tätigkeit war es ja gerade unbedingt erforderlich, *Azotobacter* mit seinen wenigen Begleitern von den übrigen Bodenbakterien zu isolieren, und das wurde erreicht durch die im Boden nicht vorhandene Ausschaltung des gebundenen Stickstoffs und durch Zuführung von Kohlenstoffquellen. Somit mußte bei den Kulturversuchen mit *Azotobacter* von Anbeginn der Naturzustand sowohl betreffs der Zusammensetzung der Flora als auch des Nährsubstrates verlassen werden. Eine Uebertragung der aus den Kulturen gewonnenen Resultate auf den Erdboden ist damit, streng genommen, völlig ausgeschlossen. Nur eine gewisse Wahrscheinlichkeit bleibt bestehen für eine ähnliche Wirksamkeit des *Azotobacter* im Erdboden, und diese kann vielleicht je nach der Art der Kultur größer oder geringer sein. Sie wird um so größer, je mehr die Kulturbedingungen den Lebensbedingungen der Bakterien im Boden sich nähern. Wenn auch nicht ein wahres Abbild der Bakterienflora des Bodens in den Kulturen zugelassen werden kann, so könnte es doch von Wert sein, wenigstens die Stickstoff sammelnden, um die es sich hier allein handelt, in der Zusammensetzung in den Kulturen zu erhalten, wie sie im Erdboden vorhanden ist. Das würde erfordern, daß zunächst bei der Zuführung der Bakterien durch Impfung mit Erde keine Auslese unter den stickstoffbindenden Bakterien stattfindet. Nun ist gegen die Flüssigkeitskulturen nach

REMY, die in den oben behandelten Arbeiten durchweg zur Anwendung gelangten, von einigen Seiten her, insbesondere von HUGO FISCHER (IV) der Einwand erhoben worden, daß die Uebertragung der Bakterien in die Nährflüssigkeit von vornherein eine Auslese zur Folge habe. Die Ursache hierfür ist die Tatsache, daß manche Bakterien gegen eine Veränderung des osmotischen Druckes sehr empfindlich sind, daß somit also nicht die Gewähr gegeben ist, daß die Zusammensetzung der Stickstoff assimilierenden Bakterien zu Beginn der Kultur bereits noch derjenigen des Bodens entspricht. Mit ganz besonderem Rechte ist dieser Einwand gegen die HILTERNERSche Verdünnungsmethode ins Feld zu führen. Diese Methode verfolgt den Zweck, durch fortgesetzte Verdünnung einer Bodenaufschwemmung endlich in einer bestimmten Impfmenge nur noch eine Bakterienzelle zu haben, die dann auf festem Agarsubstrat eine einzige Kultur hervorbringt, es handelt sich also um eine Zählmethode, und zwar um eine viel angewendete Methode. Die fortgesetzten Verdünnungen müssen noch verhängnisvoller werden, als die einmalige im REMYschen Anhäufungsverfahren. Um diesem Uebelstande zu begegnen, schlug H. FISCHER u. a. (COHN) vor, anstatt der Kulturflüssigkeit Erde als Nährsubstrat anzuwenden, nicht nur werde dadurch bei normaler Feuchthaltung der Erde die Gefahr der Zerstörung von Bakterien durch Osmose vermieden, sondern es würden auch gleichzeitig Kulturbedingungen geschaffen, die denen in der freien Natur weit mehr entsprächen als diejenigen einer Nährflüssigkeit. Wenn auch REMY und LÖHNIS u. a. diese Auffassung von der Hand weisen, so gibt es doch wohl einige Gründe, die für eine Bevorzugung der Erdversuche zu sprechen scheinen. Als ein erster Grund ist die Vermeidung der schädlichen osmotischen Wirkung bereits aufgeführt. Vorausgesetzt ist hierbei jedoch immer, daß die Bakterien eines Bodens in den ihnen eigenen sterilisierten Boden geimpft werden. Und weiter scheint die Anwendung von Erde als Kultursubstrat die Bakterien in der Tat in natürliche Lebensbedingungen zu bringen, da eben Erde, das natürliche Nährmedium, in Anwendung gelangt. Die chemische Zusammensetzung des Nährbodens, die physikalischen Bedingungen, wie die Adhäsion, die Durchlüftung und Feuchtigkeit, scheinen hier in weit natürlicherer Form gegeben als in den flüssigen Kulturen. Und hiermit wird die Annahme verknüpft, daß dann auch die Bakterienflora in der gleichen Art sich

entwickelt wie im Boden, und daß somit die Resultate der Erdversuche mit viel größerer Wahrscheinlichkeit auf die Verhältnisse in der freien Natur anzuwenden sind.

Diese für die Erdversuche sprechenden Gründe können gewiß nicht unbeachtet bleiben. Bei der Beurteilung der Frage jedoch, ob REMYSche Methode, ob Erdkultur, ist größte Vorsicht geboten. Die Ansicht über die Erdversuche geht darauf hinaus, daß die Bakterienflora, die den Untersuchungen zugrunde liegt, derjenigen des Erdbodens von vornherein in höherem Maße ähnlich ist und diese Aehnlichkeit auch während der ganzen Dauer der Kulturen besser erhalten bleibt als in den flüssigen Kulturen. Ist das nun aber wirklich der Fall? Abgesehen davon, daß ja, wie vorher ausgeführt, bei den N-Assimilationsversuchen alle nicht assimilierenden Bakterien ausgeschieden werden müssen, kann in Wirklichkeit doch keine Rede sein von einer Uebereinstimmung auch nur der N-sammelnden Bakterien in der Kultur mit denen des natürlichen Erdbodens, denn erstens leidet die Zusammensetzung des in den Versuchen angewendeten Bodens durch die notwendige Sterilisation eine nicht zu unterschätzende Veränderung, und zweitens hat sich auch bei den Erdkulturen der Zusatz einer Kohlenstoffquelle für einen meßbaren N-Gewinn als unbedingt notwendig erwiesen. Dadurch aber werden ja die Kulturbedingungen, wie ohne weiteres einleuchtet, wieder weit von dem natürlichen Zustand entfernt. Auf einige weitere, wenn auch vielleicht weniger einschneidende Tatsachen weist VAGELER hin. Auch sie zeigen uns, daß die Erdkulturen mit ihren wenigen Gramm von Erde noch lange nicht erlauben, Vergleiche zwischen ihnen und dem Felde anzustellen: die in der Erde des Ackers ständig schwankende Konzentration der Bodenlösungen, der Wechsel zwischen der Wärme des Tages und der Kälte der Nacht, der einen Wechsel zwischen sauerstoffarmer und sauerstoffreicher Luft in den einzelnen Bodenschichten bedingt bei gleichzeitiger Veränderung des Partielldruckes der Kohlensäure und vielleicht auch der Einfluß der täglichen Schwankungen der Intensität des magnetischen Feldes, dessen Bedeutung für höhere Gewächse mehr und mehr bekannt wird, für die Mikroorganismen aber noch gänzlich dunkel ist.

Führen theoretische Erwägungen mithin zu keiner Entscheidung in dieser Frage, so müssen nunmehr die Erdversuche selbst, die in

der neueren Zeit häufiger angestellt wurden, zu Rate gezogen werden.

Allen Erdversuchen muß die Untersuchung darüber vorangestellt werden, ob die in den Kulturen zur Verwendung kommende Erde noch ihre normale Zusammensetzung besitzt. Die Erdkulturen werden in der Art ausgeführt, daß eine gewisse Menge Erde, deren Stickstoffbindung untersucht werden soll, sterilisiert und dann mit der Erde in frischem Zustande geimpft wird. Welchen Einfluß hat nun aber die Sterilisation auf die Zusammensetzung des Bodens? Klarheit herrscht über diese Frage nicht. Eine direkte Beobachtung durch die chemische Analyse ist nicht möglich, die Bodenchemie steht dazu noch zu sehr in ihren Anfängen. So bleibt nur die Feststellung des veränderten Einflusses auf das Wachstum der Bakterien übrig. Daß das Trocknen der Erde bereits einen günstigen Einfluß auf die Bakterientätigkeit ausübt, ist unter anderen von RAHN und RITTER beobachtet worden. So ging z. B. die Harnstoffzersetzung und CO_2 -Bildung aus Dextrose in getrockneten Böden schneller als in stets feucht gehaltenen vor sich. Diese Unterschiede zeigten sich auch, wenn der Boden erhitzt wurde. Eine Veränderung der physikalischen Struktur konnte nicht als die Ursache angesehen werden, da Aufschwemmungen und Filtrate dieser getrockneten Böden dieselben Resultate ergaben. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die veränderte chemische Zusammensetzung der Erde hier ihren Einfluß ausübt. Ebenso wahrscheinlich ist es aber auch, daß die Veränderung der Keimzahl — bei 2-monatigem Trocknen hatte diese um 60 Proz., nach 2—4 Jahren um 80 Proz. abgenommen — zur Geltung kommt; denn es ist wohl möglich, daß durch das Trocknen gewisse konkurrierende Arten ausgeschieden werden. REDING zeigte, daß in getrockneten Erden neben *Azotobacter* wenig andere Formen auftreten. HUGO FISCHER hält chemische Gründe zur Erklärung dieser Erscheinung für möglich. Ähnliche Beobachtungen wie beim Trocknen des Bodens machte FISCHER bei der Sterilisation. Durch Zählung und Bestimmung der ausgeatmeten Kohlensäure ließ sich ein 4—5mal so starkes Bakterienwachstum in sterilisiertem Boden nachweisen. Die durch die Sterilisation bewirkte Aufschließung des Bodens und Vermehrung der Nährsubstanz durch Abtötung der Bodenorganismen können als die Ursachen angesehen werden. Auch PFEIFFER stellte nach anfänglicher N-Abnahme beim

Sterilisieren eine sehr gute Ausnützung des übriggebliebenen Stickstoffs fest, die er auf die Aufschließung des organischen Stickstoffs zurückführt.

So viel darf nach diesen wenigen Resultaten gesagt werden: die Sterilisation des Erdbodens an sich ist nicht ohne Einfluß auf das Bakterienwachstum, und zwar scheint dieser Einfluß ein günstiger zu sein. Für die Beurteilung der Erdkulturen kann diese Feststellung von besonderem Werte kaum sein, immerhin wird sie nicht unbeachtet bleiben dürfen, besonders im Hinblick auf die Ansicht, die Erdkulturen seien den flüssigen Kulturen bei weitem vorzuziehen, da sie den Bakterien natürliche Bedingungen böten.

Unter diesem Gesichtspunkt betrachtet, ist noch mehr der Wert der Sandkulturen zweifelhaft, denen eine Kohlenstoffquelle zugefügt wurde. Die chemischen Zustände des Erdbodens spiegeln solche Kulturen sicher nicht wider, nur in einigen physikalischen Eigenschaften, Durchlüftung, Feuchtigkeit, können sie ähnlich werden. Die Resultate dieser Sandkulturen überragen immerhin die der Flüssigkeitskulturen nicht unbeträchtlich. Während bei den letzteren nur von sehr wenig Autoren Stickstoffgewinne von über 7 mg pro 1 g Kohlenstoffquelle angegeben werden, der durchschnittliche Gewinn beträgt gegen 4 mg (STOKLASA, KOCH, SEYDEL, KEDING u. a.), beträgt die Stickstoffanreicherung bei Darbietung von Mannit in den Sandkulturen nach REMY und nach KRAINSKY gegen 7 mg im Durchschnitt. Gleichzeitig ist nach KRAINSKY (I) die Ausnutzung des gebotenen Kohlenstoffs ökonomischer: auf 1 Einheit N kommen durchschnittlich 24 Einheiten verbrauchte C-Quelle, während in flüssigen Kulturen auf 1 Einheit N 100—200 Einheiten Kohlenstoff kommen. Wie nach diesen Ergebnissen kaum anders zu erwarten, sind auch die eigentlichen Erdkulturen den Kulturen in Lösung überlegen. Gute Böden ergaben selbst ohne einen Zusatz von Mannit oder Dextrose erstaunlichen N-Zuwachs. So erhielt KEDING in 100 g Gartenerde nach 190 Tagen einen Gewinn von 29 mg. Bei Zugabe von 25 ccm 3-proz. Mannitlösung stieg dieser Gewinn auf das Doppelte¹⁾. Nach 27 Tagen erhielt HEADDEN auf 100 g Boden aus

1) Diese Angaben sind sehr vorsichtig aufzunehmen, da die N-Bestimmung nur in sehr kleinen Erdmengen, 8 g, ausgeführt und dann auf die Gesamtmenge berechnet wurde. Es hat sich jedoch herausgestellt, daß bei Bestimmung größerer Mengen geringere Werte gefunden werden, als die Rechnung nach den Ergebnissen kleiner Proben ergibt.

Nordcolorado ebenfalls einen ansehnlichen Zuwachs von 10,5 mg N. Diese Angaben und die erstere von KEDING verdienen ein besonderes Interesse, denn sie zeigen die Stickstoffbindungskraft von Erdböden in verhältnismäßig natürlicher Beschaffenheit. Allerdings bleibt der Einfluß der Sterilisation und Durchführung der Versuche in kleineren Mengen in Gefäßen bestehen. Aber es ist doch dadurch, daß keine Kohlenstoffquelle hinzugefügt wurde, ein einschneidender Faktor für die Entwicklung der Bakterienflora ausgeschaltet. In nicht sterilisiertem Boden, der in Gefäße gefüllt und vor Auswaschung geschützt wurde, fand KOCH einen Zuwachs an Nitratstickstoff von 3,2 mg pro 100 g Boden. Diese Zunahme dürfte kaum den Gesamtgewinn umfassen, der in organischer Form in den Organismen festgelegte Stickstoff bleibt z. B. unberücksichtigt.

Außer Mannit sind bei den Erdkulturen nur Dextrose, Rohrzucker und Cellulose als Energiequellen mit Erfolg zur Anwendung gekommen. Die Dextrose bewährte sich vollauf. KOCH erhielt einen den Stickstoffgewinnen in Sand bei Mannitzugabe entsprechenden Wert von 6,5 mg N pro 1 g verbrauchte Dextrose. Als sehr wohl brauchbar erwies sich auch der Rohrzucker. Pro Gramm Rohrzucker erzielte KOCH in Sandboden nach 2 Monaten 3,6 mg N-Zuwachs. In Ackererde im Durchschnitt 10 mg pro 1 g Zucker. MARR erhielt allerdings geringere Werte (0,4—2,3 mg). Die Vegetationsversuche mit gezuckertem Boden, die nach dem Vorgang von KOCH vielfach angestellt wurden, hatten sehr wechselnde Erfolge. So fand PFEIFFER bei Brache durch eine 2-proz. Zuckergabe teilweise günstige, teilweise schlechte Wirkung. Nach LIPMAN verschlechterte sich die Ernte bei Zuckerzusatz, und REMY erhielt mit Zucker erst dann gute Erfolge, wenn die Böden gleichzeitig mit Kali, Superphosphat und Salpeter gedüngt wurden. Der so behandelte Boden (Sand) ergab die doppelte bis vierfache N-Menge in der Erntesubstanz. KOCH hatte zunächst auch schlechte Resultate allerdings nur in dem gleichen und folgenden Jahr der Zuckerdüngung. Im dritten Jahr jedoch ergaben die gezuckerten Böden bessere Ernten als die ungezuckerten, und zwar konnte durch 4 g Rohrzucker auf 100 g Boden die Trockensubstanz bei Rüben auf nahezu die dreifache Menge gebracht werden. Auch Dextrose hob die Ernte nicht unbeträchtlich, fast um das Doppelte. Daß Rohrzucker und Dextrose auf das Bakterienleben im Boden im allgemeinen einen günstigen

Einfluß ausüben, geht aus den Untersuchungen über die Zahl der Bakterien hervor, die ENGBERDING angestellt hat. Nach Zuckergaben von 2 Proz. stieg die Bakterienzahl um das 10—15-fache, durch Dextrose auf das 3—4-fache, wie auch durch Mist und besonders durch Gründüngung eine Erhöhung der Bakterienzahl eintrat. Diese sehr bemerkenswerten Ergebnisse legten den Gedanken nahe, Kohlehydrate zur Düngung im großen Maßstabe zur Anwendung zu bringen. Zucker und Dextrose kommen dazu wegen ihres hohen Preises nicht in Frage. Ein billiges Kohlehydrat besitzen wir in der Cellulose in der Form von Papier. Wir haben bereits gesehen, daß *Azotobacter* wie auch Clostridien nach Untersuchungen von KOCH und PRINGSHEIM Papier in flüssigen Kulturen als Energiequelle verwerten, sobald genug Cellulose zersetzende Bakterien anwesend sind. Es war nach den bisher gemachten Erfahrungen von vornherein zu erwarten, daß die Leistung der Stickstoffsammler in Erdkulturen nicht hinter derjenigen in den Flüssigkeitskulturen zurückstehen würde. KOCH impfte Boden, dem Cellulose und etwas Dextrose beigefügt waren, mit Cellulosebakterien aus Erde, Kompost, Mist und Kanalschlick. Die Dextrose war erforderlich, um die Stickstoffsammler zur Entwicklung zu bringen. In allen Fällen wurden dann die Zersetzungsprodukte der Cellulose von *Azotobacter* ausgenützt. Ganz besonders gut aber bei Impfung mit Cellulosebakterien aus Mist: auf 1 g verbrauchte Cellulose wurden 9,874 mg N gebunden, unter Abzug des auf die Dextrose fallenden Anteils, der 6,5 mg pro 1 g Dextrose, also weniger als bei der Celluloseverwertung beträgt. Es zeigt sich hier eine neue Erklärung für die gute Wirkung des Mistes im Boden: seine Zersetzungskraft gegenüber allen cellulosehaltigen Bestandteilen im Boden, also allen Pflanzenresten gegenüber. Diese, in mehr oder weniger zersetztem Zustand, können überhaupt nur als einzige Energiequelle bei der Stickstoffbindung im Boden in Frage kommen. Welche Rolle aber hierbei die Humussäure selbst oder ihre Verbindungen spielen, ist einstweilen schwer zu entscheiden. Kulturversuche in Lösung führten REMY und RÖSLING zu dem bereits berichteten auffallenden Resultat, daß der Eisen-gehalt der wesentliche Faktor für die N-Assimilation unter den Bestandteilen der Humusverbindungen bildete. Die Humussubstanz schien weder als Kohlenstoff- noch als Stickstoffquelle Bedeutung

zu haben. Einige Erdversuche, die von REMY und RÖSLING angestellt wurden, stehen hiermit nicht ganz im Einklang. Es zeigte sich nämlich, daß durch eine Gabe von 0,5 Proz. Humussäure ein nicht unbeträchtlicher Stickstoffgewinn in Sandkulturen erhalten wurde, ohne irgendeine Kohlenstoffquelle. Kalk hatte diese Wirkung nicht, sie trat jedoch ein, sobald außer dem Kalk 0,5 Proz. Humussäure zugefügt wurde, 0,1 Proz. Humussäure war ohne Erfolg. Diese Resultate, die allerdings noch weiter bestätigt werden müßten, scheinen dafür zu sprechen, daß die Humusverbindungen auch als Kohlenstoffquelle verwertet werden. Klarheit herrscht in dieser Frage keineswegs, bisher wurde hauptsächlich nach dem REMYschen Verfahren gearbeitet, Erdkulturen liegen betreffs des Humus außer den REMY-RÖSLINGSchen nicht vor. Die von diesen Autoren angestellten Feldversuche bestätigten die sonst festgestellte gute Wirkung der Humussäure nicht, auch über den Wert der Humuskieselsäure haben Vegetationsversuche kein klares Bild gegeben.

Der bedeutende Einfluß des Kalkes, der in den Kulturen nach der REMYschen Methode ausnahmslos zum Ausdruck kam, zeigte sich auch bei Erdversuchen. BROWN stellte Erd- und Flüssigkeitskulturen nebeneinander an. Die Resultate, die nach dem REMYschen Verfahren erhalten wurden, zeigten unerklärliche Schwankungen. Bald liegt der höchste Stickstoffgewinn bei schwacher Kalkdüngung, bald bei starker und mittlerer. BROWN bezeichnet diese Ergebnisse als unbefriedigend. Die Erdkulturen dagegen zeigen eine durchgehende Stetigkeit. Bei allen entnommenen Proben lag das Maximum der Stickstoffassimilation bei 3 tons per acre Kalkdüngung. Neues Licht auf die Bedeutung des Kalkes haben die Untersuchungen von LEMMERMANN, ASO, FISCHBR und FRESENIUS geworfen. Durch Bestimmung des ausgeatmeten Kohlendioxyds bei Grün- und Stalldüngung unter Zusatz von CaO oder CaCO_3 und durch Feststellung der Kohlenstoffbilanz ließ sich zeigen, daß gebrannter Kalk und kohlensaurer Kalk die Zersetzung der organischen Substanz wesentlich beschleunigen, besonders in schweren Böden.

Der Einfluß von anderen mineralischen Düngern als Ca auf die Stickstoffbindung im Boden ist nur ganz vereinzelt beobachtet worden. Der Mineralgehalt des Bodens, auch die Stickstoffsalze, scheinen in keinem Falle hindernd gewesen zu sein. Daß jedoch größere Salzmengen nicht wirkungslos bleiben, wiesen LIPMAN und

SHARP nach. Kochsalz und Soda schädigten die Bakterientätigkeit bei 0,5-proz., Natriumsulfat bei 10-proz. Zusatz.

Sind wir somit betreffs der Wirkung der Mineraldünger einstweilen hauptsächlich auf die Flüssigkeitskulturen angewiesen, so müssen uns über die Frage nach der Bedeutung der Feuchtigkeit für die Tätigkeit der Stickstoffsammler in erster Linie Bodenkulturen Aufschluß geben. Doch auch flüssige Kulturen ließen bereits eine Abhängigkeit des Bakterienwachstums von der Bodenfeuchtigkeit erkennen. LÖHNIS impfte Mannitlösung zu verschiedenen Jahreszeiten mit Ackererde. Trockene Sommer machten sich deutlich durch geringere Stickstoffgewinne bemerkbar. Im Sommer kann *Azotobacter* sogar aus Böden, in denen er im Februar und März in größerer Menge vorhanden war, so weit verschwinden, daß er nicht mehr nachzuweisen ist. War dagegen der Sommer feucht gewesen, so war der für den Sommer im allgemeinen typische Rückgang in der Menge des assimilierten Stickstoffs erheblich geringer. Das gleiche Resultat ging aus BROWNS Erdkulturen hervor. In trockenen Monaten wurde weniger assimiliert als in feuchten. Auffällig ist die Erscheinung, daß nach Ende der trockenen Sommermonate, im September der Stickstoffgewinn bedeutend ansteigt, um dann im Oktober, November seinen Höhepunkt zu erreichen. Nach LÖHNIS und BARTHEL war nach einem besonders trockenen Juli mit geringer Assimilation bereits im August ein starker Anstieg der Assimilationskraft des Bodens zu verzeichnen. Diese Beobachtungen, die sowohl nach der REMYSchen Methode als auch aus Erdkulturen gewonnen wurden, laufen durchaus parallel mit denjenigen, die beim Trocknen und bei der Sterilisation des Bodens gemacht wurden. Auch hier trat eine beträchtliche Erhöhung der stickstoffbindenden Kraft nach dem Trocknen oder Sterilisieren ein. Die Ursache für diese Erscheinung und für die jahreszeitlichen Unterschiede in der Stickstoffbindung dürfen als die gleichen angesehen werden, teils wird die geforderte chemische Aufschließung des Bodens, teils die Ausscheidung konkurrierender Arten ihren Einfluß geltend machen. Durch den Winter hält der Hochstand der Assimilation nicht an, geringe Bodenfeuchtigkeit und niedere Temperatur bringen die Tätigkeit des *Azotobacter* zum Stillstand und mit dem Einfrieren des Bodens geht die Assimilation auf ein Minimum herunter, um dann im Frühjahr mit der steigenden Feuchtigkeit und Temperatur einen

zweiten Höhepunkt zu erreichen, nicht ohne bei Kälterückfällen und Herabsinken der Feuchtigkeit wieder zeitweilig zu sinken.

Man hat versucht, das Feuchtigkeitsoptimum für verschiedene Böden zu bestimmen. Für Ackererde wurde von mehreren Autoren 15—20 Proz. als der günstigste Wassergehalt festgestellt. Besonders eingehend wurde diese Frage von RAHN behandelt. Je nach der Korngröße der Böden verlangen die Bakterien einen verschiedenen Feuchtigkeitsgrad. Grobe Sande verlangen 10—15 Proz., feine dagegen bis 25 Proz. Wassergehalt. Ebenso verlangt auch die feinkörnige Ackererde mehr Feuchtigkeit als die groben Sande. RAHN erklärt diese Tatsache mit der größeren Oberfläche, die in den feinkörnigen Substraten vorhanden ist. Um im feinen Sand um die einzelnen Körner eine Wasserhülle zu haben, die ein möglichst schnelles Diffundieren der Nährsubstanzen gestattet, ist mehr Wasser nötig als in grobkörnigem Substrat. Zu dick darf diese Wasserhülle andererseits auch nicht sein, da sonst der Vorzug der besseren Durchlüftung verloren geht, den die Bodenkulturen gegenüber den flüssigen Kulturen besitzen. So ist es zu erklären, daß zu nasse Böden weit niedrigere Keimzahlen aufweisen und geringere Ausbeute an Stickstoff geben.

Wenn auch die vorliegenden Resultate in mancher Hinsicht im einzelnen unsicher erscheinen und der Bestätigung bedürfen, so kann ein bedeutender Einfluß von Feuchtigkeit und Temperatur doch nicht verkannt werden. Dasselbe läßt sich von den Erdkulturen ganz im allgemeinen sagen. Sie haben sich als brauchbar und nicht selten als den flüssigen Kulturen überlegen erwiesen. Diese Ueberlegenheit zeigte sich zuweilen in einer größeren Stetigkeit der Resultate, meistens aber nur in der Menge des assimilierten Stickstoffes. Die größere Annäherung in den chemischen und physikalischen Faktoren, besonders der Durchlüftung, an die Verhältnisse im freien Erdboden kann vielleicht als die Ursache angegeben werden. Es erscheint einstweilen jedoch noch nicht berechtigt, das REMYsche Verfahren ganz beiseite zu stellen, denn tatsächlich sind die Erdkulturen noch weit davon entfernt, die natürlichen Bedingungen des Ackerbodens vollkommen widerzuspiegeln — es sei nur an den Zusatz von Kohlenstoffquellen und an die Wirkung der Sterilisation erinnert. — Schon die Tatsache, daß nach den bisher vorliegenden Untersuchungen die Ergebnisse der Kulturen nach REMY und die

der Erdkulturen in ihrer Beziehung zu den Energiequellen, zu den Mineraldüngern, zur Temperatur, Feuchtigkeit und damit zur Jahreszeit, einander parallel laufen und sich im wesentlichen nur quantitativ unterscheiden, weist darauf hin, daß die Unterschiede in den Kulturbedingungen beider Methoden kaum sehr groß sein können. Noch sehr in Dunkel gehüllt ist die Frage nach den chemischen Vorgängen bei der Assimilation des Luftstickstoffes, mit der wir unsere Ausführungen über *Azotobacter* beschließen wollen. Es liegen nur wenige Arbeiten vor, die auf diese Frage näher eingehen. Insbesondere hat STOKLASA die Chemie der Stickstoffbindung näher untersucht. Das Zusammenleben des *Azotobacter* mit *Radiobacter* erwies sich für beide Teile als nützlich. *Radiobacter* denitrifiziert anaërobiotisch kräftig, während *Azotobacter* Salpetersäure nicht auszunutzen imstande ist. Bei Anwesenheit reichlicher Mengen dieser Säure assimilierte nun *Azotobacter*, wenn *Radiobacter* zugegen war, keinen Luftstickstoff. Daraus ist zu schließen, daß *Azotobacter* die Stickstoffprodukte, die durch die Tätigkeit des *Radiobacter* entstehen, auszunutzen vermag. Die Aërobiose des *Azotobacter* ermöglicht es anderseits dem *Radiobacter*, vereinigt mit dem *Azotobacter*, überall seine denitrifizierende Wirkung auszuüben.

In welchem Maße diese Erscheinung für die Stickstoffbindung im Boden zur Geltung kommt, bleibt dahingestellt. Salpetersäure an sich kommt für die natürlichen Verhältnisse jedenfalls nicht in Frage. Bemerkenswert ist die Feststellung, daß die Atmungsintensität des Gemisches von *Azotobacter* und *Radiobacter* erstaunlich hoch war im Vergleich mit anderen Bakterien. In 24 Stunden wurden 1,2729 g Kohlensäure pro 1 g trockene Bakterienmasse ausgeatmet. Bei der Zerlegung der Glukose und des Mannits traten außer der Kohlensäure Aethylalkohol, Essigsäure, Ameisensäure, Milchsäure und Wasserstoff auf. Während die Menge des Alkohols nach 10 Tagen bereits nahezu ihr Maximum erreicht und dann wieder abnimmt — nach 30 Tagen bis auf die Hälfte — verdoppelte sich in dieser Zeit die Menge der Ameisen- und Milchsäure und steigt die der Essigsäure sogar auf das Dreifache. Alle diese Produkte zusammen betragen jedoch nur $\frac{1}{8}$ des ausgeatmeten Kohlendioxyds. Es erscheint auffällig, daß das letztere nach dem 10. Tage nur noch unbedeutend zunimmt. Durch genaue Untersuchungen

kamen KOCH und SEYDEL zu einem ähnlichen Resultat. In den ersten Tagen der Kultur waren die Stickstoffgewinne pro 1 g Dextrose ungemein viel größer als später, bis zum 8. Tage fand sich ein Anstieg und dann ein bedeutendes Sinken. Der Dextroseverbrauch dagegen ging jedoch dauernd weiter. Es scheint hieraus und aus STOKLASAS Ergebnissen hervorzugehen, daß, so lange noch die Bakterienzellen kräftig Luftstickstoff assimilieren, die Kohlenhydrate hauptsächlich zu CO_2 zerlegt werden, daß dann aber mit dem Nachlassen der Assimilation Säuregärungen und Oxydation des Aethylalkohols zu Essigsäure vorwiegen. KOCH erklärt diese merkwürdigen Tatsachen damit, daß *Azotobacter* nur so lange Luftstickstoff binde, als das Wachstum und die Vermehrung andauert. Dann würde aller gebundene Stickstoff zum Aufbauen der Bakterienmasse verwertet und nicht aufgespeichert werden, wie von anderen vermutet wurde. Die Ursachen für das Aufhören des Wachstums und der Vermehrung können mannigfache sein. KRAINSKY, der ähnliche Feststellungen machte, weist darauf hin, daß sich in und über den Kulturen Kohlendioxyd ansammle und das Wachstum verhindere. Noch eine andere bemerkenswerte Folgerung ist aus den KOCHschen Ergebnissen zu ziehen. Es darf nicht alle verbrauchte Dextrose auf die Stickstoffbindung in Anrechnung gebracht werden, sondern nur der Verbrauch der etwa ersten 10 Tage. Es ist demnach ungeeignet, die Kulturen über größere Zeiträume auszudehnen. Beachtet werden muß hierbei jedoch, daß es sich um Lösungskulturen handelt, an denen diese Beobachtungen gemacht wurden. Es ist völlig ungerechtfertigt, aus ihnen Schlüsse auf die Tätigkeit der Bakterien im Erdboden zu ziehen. Weder die Ernährungsverhältnisse noch die physikalischen Bedingungen lassen auch nur den entferntesten Vergleich zu.

Literaturverzeichnis ¹⁾.

- BARTHEL, Bodenbakteriologische Untersuchungen. (Centralbl. f. Bakt. etc. XXV, p. 108—125.)
- BEIJERINCK, M. W., Ueber oligonitrophile Mikroben. (Centralbl. f. Bakt. etc. VII, 1901, p. 561.)
- und VAN DELDEN, Ueber die Assimilation des freien Stickstoffs durch Bakterien. (Centralbl. f. Bakt. etc. IX.)
- Binding van vrije atmosferische stickstof door Azotobacter in rein-kultuur. (Akad. van Wetenschappen, naturk. Afdel., Amsterdam 1908, p. 46—53.)
- BONNEMA, Gibt es Bakterien, die freien Stickstoff assimilieren? (Chemikerzeitg., 1903, p. 148 u. 825.)
- BROWN, EDG., Bacteriological studies of field soils. I. The effects of liming. (Centralbl. f. Bakt. etc. XXXV, 1912, p. 234.)
- II, Some bacteriological effects of liming. (Ebenda XXXIV, p. 148—172.)
- P. E., Bacteriological activities in frozen soils. (Ebenda XXXIV, p. 369—385.)
- IV, A study of bacteria at different depths in some typical Iowa soils. (Ebenda XXXVII, 1913.)
- CARON, Die Wirtschaftsweise in Ellenbach. (Jahrb. d. deutsch. Landwirtsch. XV, 1900, p. 43.)
- CHRISTENSEN und LARSEN, Untersuchungen über Methoden zur Bestimmung des Kalkbedürfnisses des Bodens. (Centralbl. f. Bakt. XXIX, p. 347—384.)
- II, Mikrobiologische Untersuchungen von Hoch- und Niedermoor-torf. (Ebenda XXXVII.)
- CONN, H. J., Future methods of soil bacteriological investigations. (Centralbl. f. Bakt. etc. XXV, 1912, p. 454—457.)
- ENGBERDING, D., Vergleichende Untersuchungen über die Bakterienzahl im Ackerboden in ihrer Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. (Centralbl. f. Bakt. etc. XXIII, 1909, p. 569—642.)
- FISCHER, HUGO (I), Zweiter Beitrag der Lebensbedingungen von stickstoff-sammelnden Bakterien. (Centralbl. f. Bakt. etc. XV, p. 235—236.)
- Versuche über Bakterienwachstum in sterilisiertem Boden. (Ebenda XXII, p. 671—675.)
- Zur Methode der bakteriellen Bodenuntersuchung. (Ebenda XXII, 1909, p. 654—655.)
- (IV), Besitzen wir eine brauchbare Methode der bakteriologischen Bodenuntersuchung? (Ebenda XXIII, 1910.)
- HEADEN, The fixation of nitrogen in some Colorado soils. (Colorado Exp. Stat. Bull. CLV, 1910.)
- HEINZE, Bodenbakteriologische Untersuchungen. (Arb. d. agrikult.-chem. Versuchsstation Halle III, 1910, p. 106—135.)

1) Betreffs einer vollständigen Liste der bis 1898 erschienenen Arbeiten siehe J. VOGEL, Die Assimilation des freien elementaren Stickstoffs durch Mikroorganismen. Centralbl. f. Bakt. etc. 2. Abt. XV, p. 32—53, 174—188, 215—227.)

- HENRY, Bindung des atmosphärischen Stickstoffs durch abgestorbene Blätter im Walde. (Ann. de la Sc. agronom. par L. GRANDEAU VIII, 1903, p. 313.)
- HOFFMANN and HAMMER, Some factors concerned in the fixation of nitrogen by *Azotobacter*. (Centralbl. f. Bakt. etc. XXVIII, p. 127—139.)
- KALANTARION, P., Bakteriologische Untersuchungen über Tschernosem. (Diss. Leipzig 1911.)
- KASERER, Ueber die biologische Reizwirkung natürlicher Humusstoffe. (Centralbl. f. Bakt. etc. XXXI, p. 577.)
- Die Rolle des Humus in der Ackererde. (Monatsh. f. Landwirtsch. IV, 1911, p. 324—328.)
- KEDING, Weitere Untersuchungen über stickstoffbindende Bakterien. (Wissensch. Meeresuntersuchungen N. F. IX.)
- KEUTNER, J., Ueber das Vorkommen und die Verbreitung stickstoffbindender Bakterien im Meere. (Wissensch. Meeresuntersuchungen N. F. VIII, 1905.)
- KOCH, ALFR., Ueber Luftstickstoffbindung im Boden mit Hilfe von Cellulose als Energiematerial. (Centralbl. f. Bakt. etc. XXVII, p. 1—7.)
- Ernährung der Pflanzen durch frei im Boden lebende stickstoffsammelnde Bakterien. (Mittel. d. Deutsch. landwirtsch. Gesellschaft., 1907, Stück 12.)
- Weitere Untersuchungen über die Stickstoffanreicherung des Bodens durch freilebende Bakterien. (Journ. f. Landwirtsch. LVII, 1909, p. 269.)
- Versuche über die Salpeterbildung im Ackerboden. (Ebenda, LIX, 1911, p. 293.)
- und SEYDEL, S., Versuche über den Verlauf der Stickstoffbindung durch *Azotobacter*. (Centralbl. f. Bakt. etc. XXXI, p. 570—577.)
- KRAINSKY, A. (I), *Azotobacter chroococcum* und seine Wirkung im Boden. (Centralbl. f. Bakt. etc. XX, 1907/08, p. 725—736.)
- (II) Ueber die Stickstoffanreicherung des Bodens. (Ebenda XXVI, p. 231—235.)
- KRZEMIENIEWSKI, S. u. H., Zur Biologie der stickstoffbindenden Mikroorganismen. (Bull. intern. de l'Acad. d. Sc. Cracovie, 1906.)
- H., Zur Ernährung des *Azotobacter*. (Ebenda 1908, p. 445—448.)
- (II), Untersuchungen über *Azotobacter chroococcum*. (Centralbl. f. Bakt. etc. XXIII, 1909.)
- KRÜGER und HEINZE, Untersuchungen über das Wesen der Brache. (Landwirtsch. Jahrb. XXXVI, 1907.)
- LEMMERMANN, ASO, FISCHER und FRESENIUS, Untersuchungen über die Zersetzung der Kohlenstoffverbindungen verschiedener organischer Substanzen im Boden. (Landwirtsch. Jahrb. XLI.)
- LIPMAN, J. G., *Azotobacter* studies. (New Jersey Exp. Stat. Rep. for 1908, p. 137.)
- LÖHNIS, Untersuchungen über den Verlauf der Stickstoffzersetzung in der Ackererde. (Centralbl. f. Bakt. etc. XV, 1905.)
- und PILLAI, Beitrag zur Methodik der bakteriologischen Bodenuntersuchung. (Ebenda XX, 1907/08.)
- und WESTERMANN, Ueber stickstofffixierende Bakterien. IV. (Ebenda XXII, 1909, p. 234—254.)
- Zur Methodik der bakteriologischen Bodenuntersuchung. V. (Ebenda XXIV, p. 183—192.)

- MARR, F. S., Denitrifikation und Stickstoffbindung im Ackerboden. (Mitteil. d. Landw. Instit. d. Univ. Breslau V, 1910, p. 639.)
- OMELIANSKY und SSEWEROWA, Die Pigmentbildung in Kulturen des *Azotobacter chroococcum*. (Centralbl. f. Bakt. etc. XXIX, p. 643.)
- PPEIFFER, FRANK, FRIEDLÄNDER und EHRENBURG, Der Stickstoffhaushalt des Ackerbodens. (Mitteil. d. Landw. Instit. d. Univ. Breslau IV, Heft 5.)
- GUTTMANN und THIEL, Der Stickstoffhaushalt des Ackerbodens. (Ebenda V, 1910, p. 657.)
- PRINGSHEIM, H., Ueber die Verwendbarkeit verschiedener Energiequellen zur Assimilation des Stickstoffs und die Verbreitung stickstoffbindender Bakterien auf der Erde. (Centralbl. f. Bakt. etc. XX, p. 248—256.)
- und E., Ueber die Verwendung von Agar-Agar als Energiequelle zur Assimilation des Luftstickstoffs. (Ebenda XXVI, 1910, p. 227—231.)
- Weiteres über die Verwendung von Cellulose als Energiequelle zur Assimilation des Luftstickstoffs. (Ebenda XXVI, p. 222—231.)
- RAHN, O., Bakteriologische Untersuchungen über das Trocknen des Bodens. (Centralbl. f. Bakt. etc. XX, 1907/08.)
- Die Bakterientätigkeit im Boden als Funktion von Korngröße und Wassergehalt. (Ebenda XXXV, p. 429.)
- REMY und RÖSLING, Ueber die biologische Reizwirkung natürlicher Humusstoffe. (Centralbl. f. Bakt. etc. XXX, p. 349—384.)
- Untersuchungen über die Stickstoffsammelvorgänge in ihrer Beziehung zum Bodenklima. (Ebenda XXII, p. 561—651.)
- SACKET, W. G., Bakteriologische Untersuchungen über die Stickstoffbindung in gewissen Bodenarten von Colorado. (Centralbl. f. Bakt. etc. XXXIV, p. 81—115.)
- STOKLASA, J., Beitrag zur Kenntnis der chemischen Vorgänge bei der Assimilation des elementaren Stickstoffs durch *Azotobacter* und *Radio-bacter*. (Centralbl. f. Bakt. etc. XXI, 1908, p. 484—509.)
- TERNETZ, CH., Ueber die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffs durch Pilze. (PRINGSHEIMS Jahrb. XLIV, 1907, p. 353—408.)
- THIELE, Ueber die Schwierigkeit, mittels der KJELDAHLschen Methode eine geringe Stickstoffvermehrung im Ackerboden festzustellen. (Mitteil. d. Landw. Instit. d. Univ. Breslau III, 1905, Heft 1 u. 2.)
- VAGELER, Die Bindung des atmosphärischen Stickstoffs in Natur und Technik. (Die Wissenschaft, Braunschweig 1908.)
- VOGEL, Untersuchungen über das Kalibedürfnis von *Azotobacter*. (Centralbl. f. Bakt. etc. XXXII, 1912, p. 411—421.)
- WILFARTH und WIMMER, Ueber den Einfluß der Mineraldüngung auf die Stickstoffbindung durch niedere Organismen im Boden. (Die landw. Versuchsstation LXVII, 1907, p. 27.)
- WINOGRADSKY, *Clostridium Pasteurianum*, seine Morphologie und seine Eigenschaften als Buttersäureferment. (Centralbl. f. Bakt. etc. IX, 1902, p. 43.)

Die Bindung des Luftstickstoffs durch Mikroorganismen.

Von

Dr. Eddelbüttel in Hamburg.

II. Teil.

Die Stickstoffbindung der Clostridien in Beziehung zu der assimilierenden Tätigkeit des Azotobacter.

Ehe BEIJERINCK *Azotobacter chroococcum* in verschiedenen Erdböden entdeckte und seine Fähigkeit, den Luftstickstoff zu binden, nachwies, hatte WINOGRADSKY bereits ein anderes Bakterium gefunden, das ebenfalls elementaren Stickstoff assimilierte, und das er *Clostridium Pasteurianum* benannte. Sowohl morphologisch als physiologisch weicht dieser Mikroorganismus erheblich von den *Azotobacter*-Formen ab. Die weltweite Verbreitung der Clostridien — BREDEMANN fand dieses Bakterium in 137 von 152 untersuchten Proben, hauptsächlich Erdproben aus allen Erdteilen, und KEUTNER in den verschiedensten Meeren — läßt vermuten, daß in vielen Böden *Azotobacter* und *Clostridium* zusammen vorkommen. Der Nachweis hierfür wurde allerdings nur von sehr wenigen Autoren gebracht, im wesentlichen von BEIJERINCK selbst. Dann auch von KEUTNER, der in der Nord- und Ostsee, im Indischen Ozean sowohl an der afrikanischen als auch der malayischen Küste, sowie im Plankton von Süßwasserbecken, in Buitenzorg auf Java und Amani in Ostafrika die beiden Organismen vergesellschaftet fand. Es ist nicht daran zu zweifeln, daß Untersuchungen nach dieser Richtung noch weitere Bestätigungen für die aufgestellte Vermutung bringen werden. Einzig die Kulturmethode war entscheidend dafür, ob aus der angewandten Erde *Azotobacter* oder Clostridien gewonnen wurden. Ja, es kann sogar als sicher gelten, daß nicht

selten Clostridien in den Rohkulturen von *Azotobacter* als Begleiter jedenfalls zu Anfang auftraten und anderseits *Azotobacter* die Clostridien in Rohkulturen begleiten. WINOGRADSKY und BEIJERINCK machten beide diese Beobachtung. BEIJERINCK hatte noch nicht seinen *Azotobacter chroococcum* entdeckt und beschrieben, als WINOGRADSKY bereits bei seinen Clostridien-Untersuchungen auf ein *Chroococcus*-ähnliches Bakterium aufmerksam wurde, das in der Kahlhaut abgegorener Clostridienkulturen auftrat, und das zweifellos mit *Azotobacter chroococcum* identisch war. BEIJERINCK anderseits sah in Clostridium-Formen — seinen *Granulobacter*-Arten, von denen BREDEMANN später zeigte, daß sie mit *Clostridium Pasteurianum* identisch sind — geradezu notwendige Begleitbakterien des *Azotobacter*, ohne die die Stickstoffbindung dieses Bakteriums nur in geringem Maße stattfinden sollte. Spätere Untersuchungen haben, wie bereits ausgeführt, gezeigt, daß diese Annahme nicht richtig ist, *Azotobacter* kann auch ohne Begleiter den Luftstickstoff kräftig assimilieren, besser allerdings in Mischkulturen. In diesen Mischkulturen wurden später aber nicht mehr Clostridien, sondern Radiobacter-, Molest-Formen u. a. gefunden; durch die dem *Azotobacter* angepaßten Kulturmethode wurden die Clostridien unterdrückt. Diese Erfahrungen machte bereits BEIJERINCK. Kulturen, die zuerst beide Formen gemischt enthielten, wiesen am Ende nur die eine oder andere Bakterie auf, je nach den eingehaltenen Kulturbedingungen (Tafelfig. 3).

Welches sind nun die Wege, die beiden aus einer Erdprobe auf stickstofffreiem Nährboden sich entwickelnden Bakterienarten zu trennen? Drei durchgreifende Unterschiede zwischen *Azotobacter* und *Clostridium* morphologischer und physiologischer Art geben ein sicheres Mittel in die Hand, aus der gleichen Probe bald eine Clostridien-, bald eine *Azotobacter*-Kultur zu erhalten. Im Gegensatz zu dem sporenlosen *Azotobacter* bilden die Clostridien Sporangien, aus denen je eine Spore frei wird. Es genügt daher, um die Clostridien von *Azotobacter* zu trennen, die zu impfende Erde zu pasteurisieren. Die *Azotobacter*-Zellen werden dadurch abgetötet, während die Clostridiensporen ein 10 Minuten langes Erhitzen auf 80° sehr wohl ertragen. Aber auch ohne Pasteurisation kann *Azotobacter* leicht in den Kulturen unterdrückt werden. *Azotobacter* verträgt gemäß seiner aeroben Natur nicht den Ab-

schluß von Luft, wächst daher nur in Nährflüssigkeiten von geringer Höhe, oder bei guter Durchlüftung. Die Clostridien dagegen sind anaërob. In Reinkulturen vertragen sie nur geringe Sauerstoffspannungen, in Mischkulturen wachsen sie allerdings auch aërob, werden jedoch nicht beeinträchtigt durch den Abschluß der Luft, durch Kultivierung in Kulturgefäßen, die bis zum Verschuß mit Nährlösung gefüllt sind. Endlich ist auch die Wahl der Kohlenstoffquelle und die Abstumpfung der Säure durch Kalk von Einfluß auf die Entwicklung des einen oder anderen Stickstoffassimilanten. *Azotobacter* wächst besonders leicht auf Mannitnährböden bei Gegenwart von Kalk, die Clostridien dagegen vermögen nicht oder nur schlecht Mannit zu verwerten, wohl aber lassen sie sich leicht ohne Neutralisation auf Dextrose kultivieren. Eine Beachtung dieser Besonderheiten der Clostridien beim Ansetzen von Kulturen — pasteurisierte Impferde, anaërobe Bedingungen und Dextrosenährboden — ergibt nach kurzer Zeit lebhafte Gärung der Nährlösung und Auftreten von Buttersäuregeruch, dem sicheren Kennzeichen der Clostridienkulturen.

WINOGRADSKYS *Clostridium Pasteurianum* ist ein stäbchenförmiger Spaltpilz von gut 1 μ Dicke und bis zu 2 μ Länge. Seinen Namen verdankt es dem clostridienartigen Anschwellen zu einer Spindel vor der Sporenbildung, die eintritt, nachdem die Vermehrung und damit auch die Gärung ihren Höhepunkt erreicht haben. Im Spindelstadium ruft Jod eine intensive violettbraune Färbung hervor. An einem Pol der Spindel bildet sich eine Spore, die Membran der Mutterzelle wird gesprengt, ohne aber die Spore völlig freizugeben. Diese keimt vielmehr nach der entstandenen Oeffnung hin, am anderen Pol noch umgeben von dem abgerundet dreieckigen Gallertpolster der Sporangienwandung. Kohlensäure, Wasserstoff, Buttersäure und Alkohole sind die Produkte, zu denen die Clostridien Kohlenwasserstoffe vergären.

In den folgenden Ausführungen soll nicht eine nach allen Richtungen hin vollständige Zusammenfassung unserer heutigen Kenntnis über die Clostridienformen angestrebt werden — verschiedene Abhandlungen geben, trotzdem sie nicht ganz neueren Datums sind¹⁾, eine vollständige Orientierung, und in jüngster Zeit ist kaum über die Clostridien gearbeitet worden —, sondern es soll vielmehr ver-

1) Siehe ausführliche Literaturangabe.

sucht werden, einen Vergleich zwischen den Ansprüchen und Kulturbedingungen sowie Leistungen von *Azotobacter* und *Clostridium* durchzuführen, um Klarheit darüber zu gewinnen, wie diese beiden stickstoffassimilierenden Bodenbakterien sich in ihrer Fähigkeit im Erdboden unterstützen, ergänzen oder ausschalten. Dabei gehen wir von der Annahme aus, daß das Zusammenvorkommen von *Azotobacter* und *Clostridium* in den verschiedenen Böden die Regel ist. Wie bereits angeführt, bestätigen WINOGRADSKY und BEIJERINCKs Beobachtungen diese Vermutung. Aber auch REMY¹⁾ konnte aus dem gleichen Boden *Azotobacter*- und *Clostridien*-kulturen erhalten. BREDEMANN fand ebenfalls bei seinen *Clostridium*-Kulturen in zahlreichen Proben *Azotobacter*, sobald nicht pasteurisiert wurde. Bei der Feststellung dieser einzigen Tatsache bleiben alle genannten Angaben leider stehen. Vergleichende Untersuchungen über die Stickstoffbindungskraft beider Assimilanten oder ihre Zählung, wodurch Aufschluß über die Tätigkeit und Entwicklung der beiden Bakterien in dem gleichen Erdboden hätte erlangt werden können, sind nicht ausgeführt worden. Zur Entscheidung der Frage also, ob sich die Stickstoffbindung der *Clostridien* und des *Azotobacter* im Boden addiert oder gegenseitig ausschaltet, ist allein ein Vergleich der Lebensbedingungen der beiden Bakterien durchzuführen.

Ehe wir diesen Weg einschlagen, ist es nötig, einen Blick auf die verschiedenen Formen der *Clostridien* zu werfen. Nach dem Vorgang von WINOGRADSKY wurde bald in den verschiedensten Böden *Clostridien* entdeckt, die wegen dieser oder jener meist geringen Abweichungen von *Clostridium Pasteurianum* als besondere Arten oder Varietäten aufgefaßt wurden. Von allen diesen Organismen seien hier nur BEIJERINCKs *Granulobacter* und PRINGSHEIMS *Clostridium americanum* erwähnt. In seiner sehr umfangreichen Monographie über alle *Clostridien*-formen gelang es BREDEMANN, die Zugehörigkeit aller zu einer Art, die er *Bacillus amylobacter* nennt, mit großer Wahrscheinlichkeit nachzuweisen. Alle abweichenden Formen sind als besondere Stämme der Hauptform zu bezeichnen.

Unter den Lebensbedingungen nimmt das Vorhandensein bestimmter Energiequellen den ersten Rang ein: ohne eine geeignete

1) REMY und RÖSING, Beitrag zur Methodik der bakteriellen Bodenuntersuchung (Fäulniskraft des Bodens). Centralbl. f. Bakt., XXII, p. 576.

Kohlenstoffquelle kein Wachstum, das gilt wie für *Azotobacter* so auch für die Clostridien. Für unsere Fragestellung kann es gleichgültig sein, welche von den vielen künstlichen Kraftquellen ausgenutzt werden können. — Die Vorliebe für Dextrose und die Abneigung gegen Mannit wurde bereits erwähnt. — Viel wichtiger erscheint hier die Verwendungsfähigkeit der im Boden vorhandenen Kohlenstoffquellen, vor allem der Cellulose und der Humusstoffe. Ueber die Vergärung der Cellulose hat PRINGSHEIM erfolgreiche Untersuchungen angestellt. Bereits vorher wurde von BREDEMANN (l. c. p. 468) der Versuch gemacht, Clostridienkulturen mit Cellulose zu ernähren, doch ohne Erfolg. Erst bei Anwesenheit von Cellulose lösenden Bakterien findet eine Ausnutzung dieser Kohlenstoffquellen oder vielmehr ihrer Zersetzungsstoffe statt. Diese Entdeckung PRINGSHEIMS ist von großer Wichtigkeit, wird doch durch sie erst die Entwicklungsmöglichkeit der Clostridien und gleichzeitig des *Azotobacter*, der, wie bereits ausgeführt, unter den gleichen Bedingungen Cellulose verarbeitet, im Erdboden erklärt. PRINGSHEIM ging in der Weise vor, daß er aus Pferdemist isolierte Cellulosevergärer zusammen mit *Clostridium americanum* als Wasserstoffgärungsbakterium in Kulturen impfte, die als Nährstoff Cellulose in Gestalt von Fließpapier und etwas Dextrose enthielten. Die letztere mußte anwesend sein, da sonst die Cellulosebakterien aus Mangel an einer Stickstoffquelle, und die Clostridien aus Mangel an einer geeigneten Kohlenstoffquelle, nicht zur Entwicklung kommen können. Die Resultate der so angesetzten Kulturen waren sehr günstig. Nach 1½ Monaten geriet die Lösung in kräftige Gärung, und nach weiteren 3—4 Wochen waren alle Papierstreifen verschwunden. Bei Methangärung verlief der Prozeß schneller als bei Wasserstoffgärung, zugleich waren die Stickstoffgewinne größer.

	In 500 ccm Lösung	Kulturzeit	Stickstoff assimiliert g	Auf 1 g Cellulose-Stick- stoff assimiliert mg
Wasserstoff- gärung	2,5 g Cellulose 0,2 g Dextrose	geimpft 18. Juli 1908 analysiert 16. Jan. 1909	0,0190 0,0021	6,76
Methangärung	2,5 g Cellulose 0,2 g Dextrose	geimpft 18. Juli 1908 analysiert 20. Jan. 1909	0,0169 0,0298 0,0021 0,0277	
Methangärung	In 1000 ccm Lösung 5 g Cellulose 0,2 g Dextrose 10 g Cellulose	geimpft 18. Juli 1908 analysiert 13. Febr. 1909 unbeimpft	0,0646 0,0041 0,0083	12,10

Von dem Gesamtstickstoffgewinn war der Gewinn in Abzug zu bringen, der durch den Zusatz von 0,2 g Dextrose bedingt war (0,0021 g). Es ist sehr bemerkenswert, wie hoch die Assimilationskraft der Clostridien bei Cellulosevergärung ist. Wenig niedrigere Gewinne gingen für die Methangärung aus einer zweiten Versuchsreihe hervor:

bei 2	Proz. Cellulose	3,4 mg
„ 1	„ „	5,4 „
„ 0,5	„ „	10,4 „

Es zeigen diese Zahlen, daß PRINGSHEIM in seinen ersten Versuchen die Menge der Cellulose richtig getroffen hatte, größere Mengen ergeben niedrigere Zunahmen an Stickstoff. Der Gewinn von 10,4 mg bei 0,5 Proz. Cellulose ist den obigen Resultaten der Methangärung sehr wohl zur Seite zu stellen. Die Wasserstoffgärung ergab in der zweiten Versuchsreihe höhere Zunahmen, das Maximum lag auch hier wieder bei 0,5 Proz. Cellulose:

bei 1	Proz. Cellulose	7,7 mg N
„ 0,5	„ „	8,3 „ N

Die Höchstgewinne, 12,10 mg, 11,08 mg und auch 10,4 mg pro 1 g verbrauchte Kohlenstoffquelle sind Werte, die die mittleren Gewinne von 7 mg des *Azotobacter* wesentlich übertreffen und hinter dessen Maximalwerten von 15—17 mg nicht weit zurückstehen. Streng genommen, dürfen hier zum Vergleich nur die Stickstoffgewinne herangezogen werden, die *Azotobacter* mit Hilfe von Cellulose erreichte. Ein solcher Vergleich fällt für die Clostridien sehr günstig aus, mit ihren Gewinnen von 10—12 mg sind sie dem Maximalgewinn von 4,5 mg des *Azotobacter* bei Cellulosevergärung weit überlegen. Auch gegenüber den mit anderen Energiequellen durch Clostridien erzielten Stickstoffzunahmen erweisen sich die Ergebnisse bei Verwendung von Cellulose als hervorragende Leistungen, die um so beachtenswerter erscheinen, als sie geeignet sind, die herrschende Meinung von der untergeordneten Bedeutung der Clostridien für die Stickstoffbindung im Boden zu erschüttern. Die Hauptursache dieser Meinung, die zur Folge hatte, daß das Studium der Clostridien gegenüber dem des *Azotobacter* sehr vernachlässigt wurde, sind die so geringen bisher erzielten Stickstoffzuwächse in Clostridienkulturen. Die folgende von PRINGSHEIM aufgestellte Tabelle gibt in übersichtlicher Form eine Zusammenstellung.

Ausnutzung des Energiematerials in verschiedenen Konzentrationen
in Milligramm pro 1 g vergorener Materie.

	Trauben- zucker	Rohr- zucker	Stärke	Milch- zucker	Mannit	Cellulose		
						Methangärer + Clostridium	H-Gärung + Clostridium	Methangärer + Azotobacter
0,25 %	3,7
0,5 "	3,2	4,2	.	.	.	10,4	8,3	4,5
1,0 "	2,85	(1,4)?	2,3	3,7	3,2	5,4	7,7	.
2,0 "	2,00	2,8	1,7	3,1	1,7	3,4	.	.
4,0 "	1,2	1,8

Die von WINOGRADSKY und BREDEMANN erhaltenen Resultate stimmen mit denjenigen von PRINGSHEIM gut überein. Wenn auch kein Grund vorliegt, den Wert der PRINGSHEIMSchen Ergebnisse betreffs der Cellulosevergärung zu bezweifeln, wäre es doch angesichts der großen Bedeutung dieser Feststellungen wünschenswert, daß eine Bestätigung der gefundenen Zahlen vorläge. Gerade auf dem Gebiete der Stickstoffassimilationsfrage hat sich immer wieder gezeigt, wie notwendig die Wiederholung der Kulturversuche war.

Die Feststellung, daß in der Ausnutzung gerade der Cellulose die Clostridien dem Azotobacter überlegen sind, ist sehr überraschend, und bedarf einer Erklärung. Während Azotobacter die verschiedensten Saccharide vorzüglich auszunutzen versteht, ist die Verwendbarkeit gerade derjenigen Kohlenstoffquelle, die im Boden zur Verfügung steht, für dieses Bakterium im Vergleich mit den Clostridien nur gering. Die Clostridien anderseits erwiesen sich allein mit Cellulose als bemerkenswerte Assimilanten.

Diese Tatsache wäre geeignet, die Bedeutung des Azotobacter für die Stickstoffbindung im Boden sehr herabzusetzen, wenn nicht eine dem Azotobacter abgehende, im Erdboden nicht zur Wirkung kommende Eigenschaft die Erklärung gäbe. Die Cellulosevergärer, mit denen Azotobacter und Clostridien in Reinkulturen gezüchtet wurden, sind anaërob, und erforderten daher hohe Flüssigkeitsschichten. Die Clostridien nun, die ebenfalls anaërob sind, fanden in solchen hohen Nährlösungen geeignetste Lebensbedingungen, der aërobe Azotobacter dagegen geriet in sehr wenig günstige Bedingungen und blieb daher in seinen Leistungen hinter seinen eigenen Durchschnittswerten, sowie vor allem auch hinter denjenigen der Clostridien zurück. Es lassen sich nun aber Kulturen, wie sie hier zur Anwendung kamen, nicht vergleichen mit den Verhältnissen

im freien Erdboden. Die große Zahl von aëroben Bakterien, die im Erdboden leben, ermöglichen es den anaërob lebenden Cellulosevergärrern, unter den gleichen Sauerstoffspannungen wie der *Azotobacter*, das heißt, besonders in den oberen Bodenschichten zu leben. Es darf somit angenommen werden, daß das Stickstoffbindungsvermögen des *Azotobacter* zu den Clostridien sich nicht wie 4:12 verhält, wie es aus den anaëroben Flüssigkeitskulturen erhalten wurde, sondern daß sich dieses Verhältnis erheblich zugunsten des *Azotobacter* verschiebt.

Bei den *Azotobacter*-Kulturen war verschiedentlich eine sehr günstige Wirkung von Erdzusätzen zu den Nährböden beobachtet worden. Wiederholte, teils umfangreiche Untersuchungen, insbesondere von KRZEMIENIEWSKI, deckten die Humusbestandteile des Erdbodens als die eigentlich wirksamen auf. Doch war eine Ausnutzung der Humusstoffe weder als Kohlenstoff- noch als Stickstoffquelle festzustellen, so daß ihre Wirkung als mehr katalytischer Natur angesehen werden mußte. Von wesentlicher Bedeutung war, wie sich endlich ziemlich einwandfrei nachweisen ließ, in erster Linie der Gehalt an Eisen, dann wahrscheinlich auch der Tonerde- und Kieselsäuregehalt der Humusstoffe. Nach diesen Erfahrungen erscheint es von Interesse, die Wirkungen von Erde- oder Humuszusätzen auf die Stickstoffbindung der Clostridien kennen zu lernen. Fast sollte es selbstverständlich sein, daß auch diese Erd-Bakterien durch den Stoff, der ihr eigentliches Wohnsubstrat ist, zum wenigsten günstig in ihrem Wachstum beeinflußt werden, ob auch in ihrer stickstoffbindenden Tätigkeit, steht zunächst noch dahin. Daß sie aber, nach den Untersuchungen von BREDEMANN, auch in der letzteren erheblich gefördert werden durch Erdzusätze, ist eine sehr bemerkenswerte Tatsache, denn durch sie erhält die stillschweigende, aber durchaus nicht selbstverständliche Uebertragung der Resultate der flüssigen Kulturen auf das Verhalten dieser Bakterien im Erdboden eine gewisse Berechtigung. Der Einfluß des Erdesubstrates war nach den BREDEMANNschen Beobachtungen ungemein auffällig. Es ließ sich durch Erde eine vollständige „Regeneration des Stickstoffbindungsvermögens“ bei solchen Clostridienkulturen erzielen, die durch lange Kultur ihre Bindungskraft ganz eingebüßt hatten. BREDEMANN übertrug solche Clostridien auf einige Wochen oder Monate in Reagenzgläser, die mit sterilisierter Erde angefüllt waren; und durch diese „Erddpassage“ gelang es, die Fähigkeit, Stickstoff zu binden, bei diesen

Bakterien so wiederherzustellen, daß sich die mit ihnen hergestellten Kulturen wie völlig frische verhielten. Ähnlich wie diese Erddpassage wirkte auch ein Zusatz von Erde zu erschöpften Kulturen belebend auf die Clostridien ein. Welcher Bestandteil der Erde hierbei in Frage kommt, ist für die Clostridien noch festzustellen. Die Beobachtungen von WINOGRADSKY und PRINGSHEIM, die durch Gaben von geringen Mengen Ammoniak, Salpeter oder Ammoniumnitrat die gleiche Wirkung erzielten wie BREDEMANN mit Erde, lassen vermuten, daß der Gehalt der letzteren an Stickstoffverbindungen den Erfolg der Erddpassage bedingt. Demgegenüber steht die von BREDEMANN gefundene Tatsache, daß der wässrige Bodenauszug wirkungslos ist, es könnte sich demnach nur um die unlöslichen Stickstoffverbindungen des Bodens, oder aber um seinen Gehalt an Humus handeln. Eine Entscheidung dieser Frage ist ohne weitere Untersuchungen nicht möglich.

Ueber die Frage, wie die Entwicklung der Clostridien von der stets wieder mittels Umpflügens hergestellten Durchlüftung des Ackerbodens abhängt, läßt sich nicht vieles aussagen. *Azotobacter* wuchs stets um so besser, je ausgiebiger die Durchlüftung war, das ging aus Roh- und Reinkulturen hervor, vor allem aber auch aus Kulturen, die aus in verschiedenem Maße durchlüfteten Böden erhalten waren¹⁾. Die letzteren Versuchsanstellungen fehlen bei den Clostridien. Mischkulturen entwickelten sich gut ohne Luftabschluß, aber auch ohne besondere Durchlüftung. Reinkulturen dagegen erwiesen sich als streng anaërob. Clostridien waren es sogar²⁾, an denen gezeigt werden konnte, daß Bakterien gänzlich ohne Sauerstoff auskommen können. Das Maximum der Sauerstoffspannung betrug für Keimung, Wachstum und Sporenbildung nur 20 mg Sauerstoff pro 1 l, d. h. $\frac{1}{25}$ Atmosphäre.

Der N-Gewinn bei aërober Kultur unterschied sich auch nicht von dem bei anaërober (BREDEMANN). Für das Vorkommen der Clostridien im Erdboden besagen diese Tatsachen nur, daß die Auflockerung und Durchlüftung des Bodens kein Hindernis für die gute Entwicklung der Clostridien bilden können, da sie durch viele aërobe Arten gegen schädliche Wirkung des Sauerstoffs geschützt sind. In welchem Grade dies geschieht, und ob die Clostridien nicht vielleicht doch meist etwas tiefere Bodenschichten vorziehen, bleibt noch zu untersuchen.

1) Tabelle von BUHLERT und FICHKENDEY.

2) KÜRSTEINER.

Erweist sich also die Durchlüftung für die Clostridien als nicht erforderlich, gleichzeitig aber auch als nicht hemmend, für *Azotobacter* jedoch als sehr nützlich, so zeigt sich in der Abhängigkeit der beiden Bakteriengruppen von dem Mineralgehalt des Bodens wieder eine gewisse Gleichförmigkeit, wie wir sie auch in der Ausnutzung der organischen Bestandteile des Bodens feststellten. Das Vorkommen der Clostridien in sauren bis stark sauren Moorböden scheint allerdings darauf hinzuweisen, daß ein Kalkgehalt nicht unbedingt notwendig ist, jedenfalls scheint seine neutralisierende Wirkung nicht erforderlich zu sein. Es wäre ja dennoch möglich, daß das an Humussäure und andere Säuren gebundene Calcium von den Clostridien ausgenutzt wird. Klarheit besteht hierüber nicht, da es an Versuchen fehlt, die die Entwicklung der Clostridien in mehr oder weniger gekalkten Böden, wie auch die Ersetzbarkeit des Kalkes durch andere neutralisierende Verbindungen verfolgen, wie es mit *Azotobacter* geschah. Bemerkenswert sind nun andererseits die von verschiedenen Autoren mit Kulturen der Clostridien gewonnenen Erfahrungen, nach denen Kalk in Form von Kreide für eine gute Entwicklung und Stickstoffbindung stets nützlich war. Systematische Feststellungen fehlen hier ebenfalls. BREDEMANN wandte im allgemeinen einen Kreidezusatz von 1—2 Proz. an.

3 Kulturen, die keine Kreide erhielten, zeigten einen auffällig geringen Dextroseverbrauch, bei gleichzeitig normaler Stickstoffbindung. Der auf 1 g Dextrose gebundene N war demnach bei diesen 3 Kulturen besonders hoch; während er bei 14 anderen Kulturen im Durchschnitt 1,6 mg pro 1 g verbrauchte Dextrose betrug, stellte er sich ohne Kreide auf durchschnittlich 6,3 mg. Der geringe Dextroseverbrauch könnte vielleicht im Zusammenhang stehen mit einer frühzeitigen Einstellung der Gärungstätigkeit, veranlaßt durch ein Uebermaß an der entstehenden, nicht festgelegten Buttersäure. Damit steht auch im Einklang, daß Kreidezusatz nach GRIMBERT die Menge der Säure erhöht: durch ihre Festlegung mittels des Kalkes bleibt sie ohne schädliche Einwirkung auf die Gärtätigkeit. Auch eine Beobachtung WINOGRADSKYS unterstützt diese Auffassung.

Die auf Kartoffeln und Möhren gezüchteten Clostridien nahmen bald anomale, krankhafte Formen an, deren Ursache WINOGRADSKY in dem Auftreten der an ihrem penetranten Geruch kenntlichen Buttersäure vermutete. In der Tat traten, wenn Kartoffel- und

Möhrenstücke vor der Sterilisation mit Kreide eingerieben wurden, die Abnormitäten weniger deutlich hervor. BREDEMANN fand allerdings keine geringere Säuremenge in den 3 kreidelosen Kulturen. Es lassen sich aber aus ihnen, wie auch aus den GRIMBERTSchen Beobachtungen noch keine weitergehenden Schlüsse ziehen. So viel kann wohl als feststehend angenommen werden: die für *Azotobacter* wichtige Kalkung des Bodens wird auf die Clostridien kaum einen schädlichen Einfluß haben. Daß die Kalkung im Hinblick auf die Säurebildung der Clostridien sehr notwendig ist und dort, wo Clostridien reichlich auftreten, durchgeführt werden müßte (abgesehen von anderen Rücksichten), ob sie nun schädlich für diese Bakterien ist oder nicht, das erhellt aus der immerhin ansehnlichen Menge von Buttersäure, die die Clostridien bei ihrer Tätigkeit produzieren. Bei einem Dextrosegehalt von 2 Proz., der sich stets als der geeignetste herausstellte, werden durchschnittlich 0,5 Proz. Buttersäure in den Kolonien gebildet. WINOGRADSKY erhielt bei 2 Proz. Dextrose sogar 0,9 Proz. flüssige Säuren (Buttersäure und etwas Essigsäure). Wie groß die Menge im Erdboden ist, darüber fehlen jegliche Anhaltspunkte. Entsprechend dem geringen Kohlehydratgehalt wird die Säurebildung schwächer sein. Vielleicht aber wird dieses Minus wieder durch die Anwesenheit von N-Verbindungen ausgeglichen, es ergab sich bei dem Vorhandensein wenigstens eine höhere Buttersäureproduktion in den Kulturen. Jedenfalls wäre durch eine allmähliche Anreicherung an Buttersäure die Gärstätigkeit der Clostridien durchaus denkbar. Für die Pflanzen ist aber das Vorhandensein von Buttersäure im Erdboden nicht ohne Einfluß. 0,3 Proz. Buttersäure brachte in destilliertem Wasser die Wurzeln und Stengel von *Tradescantia*-Pflanzen nach 15 Stunden zum Absterben, 0,1—0,06 Proz. tötete in derselben Zeit die Wurzeln, 0,005 Proz. bräunte nach 2 Tagen noch deren Spitzen (EMMERICH, Graf zu LEININGEN, LOEW).

Von den Beziehungen der Clostridien zu den übrigen mineralischen Bodenbestandteilen ist so gut wie nichts bekannt. Ein geringer Zusatz von Phosphor in Gestalt von Dikaliumphosphat K_2HPO_4 scheint günstig zu wirken, wenigstens haben alle Autoren, nach dem Vorgang WINOGRADSKYS, dieses Salz in den Nährlösungen angewendet, ebenso auch Spuren von $MgSO_4$, $FeSO_4$, $NaCl$ und $MuSO_4$.

Nach allem bisher Bekannten dürfen wir sagen, daß wir in dem

Clostridium Pasteurianum (*Bacillus amylobacter* A. M. et BREDEMANN) einen Organismus von größter Anpassungsfähigkeit vor uns haben. Darauf weist schon seine weltweite Verbreitung hin, das Vorkommen in den verschiedensten Bedingungen, in warmem und kaltem Klima, in gekalkten und sauren Böden, bei Luftabschluß und bei reichlicher Durchlüftung. Die Bildung sehr widerstandsfähiger Sporen ist die Voraussetzung für diese ausgesprochene Befähigung, sich anzupassen. Es darf darum als Regel aufgestellt werden, daß dort, wo der anspruchsvollere *Azotobacter* im Boden auftritt, auch *Clostridien* zu finden sind. Um so mehr, als, wie wir gesehen haben, alles, was die Entwicklung des *Azotobacter* fördert: Kohlenstoffquellen, Humus, Kalkung, Durchlüftung, für die *Clostridien* auch erforderlich oder wenigstens nicht schädlich ist. Aus der allgemeinen Verbreitung der *Clostridien* jedoch auf ihre Bedeutung für die Bodenarten, insbesondere für die Ackerböden, schließen zu wollen, wäre verfehlt. Streng genommen läßt sich einstweilen darüber noch gar nichts sagen, da die hierzu erforderlichen, möglichst natürlichen Erdkulturen mit *Clostridien* bisher nicht ausgeführt wurden. Die Stickstoffbindung in den Kulturen auf festen oder flüssigen Substraten steht außer Frage. Aber gerade die zunächst immer im Vergleich zu *Azotobacter* niedrigen Werte waren die Ursache dafür, daß man für die Praxis den *Clostridien* keine Bedeutung einräumen wollte. Allerdings können so geringe N-Gewinne, wie sie WINOGRADSKY mitteilt: pro 1 g Dextrose (verbraucht?) 1,3 mg, 2,9 mg, 3 mg gegenüber Zunahmen von mindestens 10 mg, die heute leicht mit *Azotobacter* erzielt werden, nicht imponieren. Auch die von PRINGSHEIM 1906 und von BREDEMANN 1909 veröffentlichten Werte, deren Mittel ungefähr 3 mg und 1,5 mg und deren ganz vereinzelt Maximum 6,02 mg pro 1 g verbrauchter Dextrose betragen, abgesehen von den vorher bereits angeführten, verhältnismäßig hohen Gewinnen beim Fehlen von Kalk, sind nicht geeignet, die Bedeutung der *Clostridien* in ein besseres Licht zu setzen. Die Untersuchungen von PRINGSHEIM aber, die eine gute Ausnutzungsfähigkeit des in erster Linie im Boden vorhandenen Kohlehydratematerials durch die *Clostridien* aufdeckten (10,4 mg N-Gewinn pro 1 g Cellulose), scheinen doch darauf hinzuweisen, daß die Bedeutung der *Clostridien* für den Ackerboden bisher unterschätzt wurde. Allerdings wurden diese, wie alle übrigen

Resultate, aus flüssigen Kulturen gewonnen. Da sich aber bei *Azotobacter* zeigte, daß Flüssigkeits- und Erdkulturen qualitativ, wenn auch nicht quantitativ, übereinstimmten, so dürfen die Stickstoffgewinne, auch der Clostridien, in flüssigen Kulturen auf den Ackerboden übertragen werden.

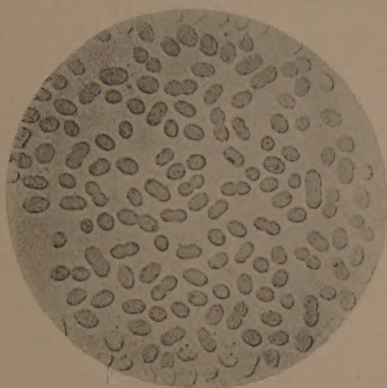
Literaturverzeichnis.

- BEIJERINCK, Ueber oligonitrophile Mikroben. (Centralbl. f. Bakt., 2. Abt. VII, 1901, p. 561.)
 — und VAN DELDEN, Ueber die Assimilation des freien Stickstoffes durch Bakterien. (Ebenda IX, 1902, p. 3.)
 BREDEMANN, Regeneration der Fähigkeit, N zu assimilieren, des *Bacillus amylobacter* usw. (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XXVIa, 1908, p. 362.)
 HASELHOFF, E., und BREDEMANN, G., Untersuchungen über anaërobe stickstoffsammelnde Bakterien. (Landw. Jahrb. XXXV, 1906, p. 289—333, 381—414. Mit 2 Taf. u. 1 Abb.)
 KEUTNER, Ueber das Vorkommen und die Verbreitung stickstoffbindender Bakterien im Meere. (Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, N. F. VIII.)
 KRZEMIENIEWSKI, H., Der Einfluß der Mineralbestandteile der Nährlösung auf die Entwicklung des *Azotobacter*. (Extr. du Bull. de l'Acad. des Sciences de Cracovie, 1910, Sér. B. Sc. naturelles, p. 376—413. Ref. in: Centralbl. f. Bakt. etc. 2. Abt. XXIX, p. 233.)
 — Bull. de l'Acad. des Sciences de Cracovie, Classe des Sciences math. et natur., 1907, p. 746; 1908, p. 929. Auch Centralbl. f. Bakt. etc., 2. Abt. XXIII, 1909.)
 PRINGSHEIM, H., Ueber ein stickstoffassimilierendes Clostridium. (Centralbl. f. Bakt. etc. 2. Abt. XVI, 1906, p. 795—800.)
 — Die Bedeutung N bindender Bakterien. (Biol. Centralbl. XXXI, 1911, p. 65—81.)
 — Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Heft 8, p. 547 (1908).
 REMY und RÖSING, Beitrag zur Methodik der bakteriellen Bodenuntersuchung (Fäulniskraft des Bodens). (Centralbl. f. Bakt. etc., 2. Abt. XXIX, 1911, p. 37.)
 WINOGRADSKY, Recherches sur l'assimilation l'azote libre de l'atmosphère par les microbes. (Arch. Sc. biol. St. Pétersbourg III, 1895.)

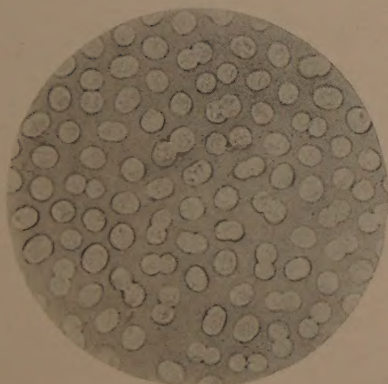
Figurenerklärung zu der Tafel.

Tafel I.

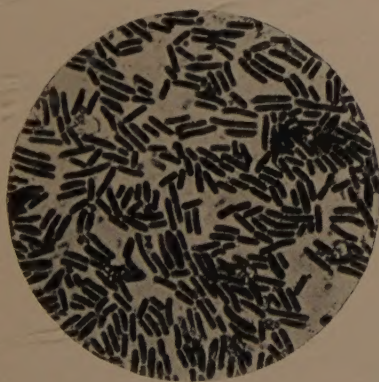
- | | |
|--|---|
| Fig. 1. <i>Azotobacter</i> | } von jungen Kulturen auf Phosphat-Glu- |
| chroococcum | |
| Fig. 2. <i>Azotobacter</i> | } kose-Agar. Vergr. 1000. Aus LAFAR, |
| agilis | |
| | } Handb. der techn. Mykologie, Bd. III, |
| | } Taf. I. |
| Fig. 3. <i>Clostridium Pasteurianum</i> . | Vergr. 1000. Vegetative |
| Stäbchen. Aus LAFAR, Handb. der techn. Mykologie, Bd. III, Taf. I. | |



1



2



3

Freilebende Luftstickstoff-bindende Bakterien.

Vorlesungen über technische Mykologie. Von Dr. Franz Fuhrmann, Dozent der technischen Mykologie und Chemie der Nahrungs- und Genußmittel an der technischen Hochschule und Privatdozenten der Bakteriologie an der Universität zu Graz. Mit 140 Abbildungen im Text. (VIII, 455 S. gr. 8^o.) 1913.

Preis: 15 Mark, geb. 16 Mark.

Zeitschrift für das landwirtschaftl. Versuchswesen in Oesterreich 1913:

In dem vorliegenden Werke ist in musterhafter Form und nicht allzu gedrängt, alles Wissenswerte über technische Mykologie niedergelegt, das für ein erfolgreiches Weiterarbeiten auf diesem Gebiete erforderlich ist. Die „Vorlesungen“ sollen auch nicht die großen Handbücher (Migula, Lafar etc.) entbehrllich machen, sondern denjenigen, der den Inhalt der „Vorlesungen“ inne hat, befähigen, mit Leichtigkeit die großen Handbücher zu benutzen.

Doch enthält das Buch auch für denjenigen, der sich auf dem schwierigen Gebiete der Mykologie orientieren will ohne weitere eingehendere Studien zu beabsichtigen, eine lückenlose Darstellung der wichtigsten Tatsachen auf diesem Gebiete. Kornauth.

Von demselben Verfasser erschien früher:

Vorlesungen über Bakterienenzyme. Mit 9 Abbildungen und 5 graphischen Darstellungen im Text. 1907.

Preis: 3 Mark 50 Pf.

Inhalt: 1. Vorlesung: Einleitung. — 2. Vorlesung: Wirkungsweise und Einteilung der Bakterienenzyme. — 3. bis 6. Vorlesung: Proteolytische Bakterienenzyme. — 7. Vorlesung: Lysine. — 8. Vorlesung: Bakterienkoagulasen. — 9. und 10. Vorlesung: Kohlehydrat spaltende Enzyme. — 11. Vorlesung: Ginkosid und Fett spaltende Enzyme, Oxydasen, Reduktasen. — 12. Vorlesung: Gärende Enzyme. — Literatur. — Sachregister.

Leitfaden der Mikrophotographie in der Mykologie. Mit 3 Tafeln und 32 Abbildungen im Text. 1909.

Preis: 3 Mark.

Inhalt: Einleitung. — 1. Die mikrophotographische Einrichtung. — 2. Die Aufstellung der mikrophotographischen Einrichtung. — 3. Die Zentrierung der mikrophotographischen Einrichtung. — 4. Lichtquellen. — 5. Die Lichtfilter und photographischen Platten. — 6. Das Aufnahmeverfahren. — 7. Der Negativprozeß. — 8. Der Positivprozeß. — 9. Vervielfältigungsverfahren für den Tafel- und Buchdruck. — 10. Die mikroskopischen Präparate. — Sachregister.

Gesammelte theoretische Abhandlungen über Gärungsorganismen. Von Emil Chr. Hansen. Nach seinem Tode herausgegeben von Alb. Klöcker, Extr. Vorsteher an dem Carlsberg-Laboratorium Kopenhagen. Mit 1 Porträt und 96 Abbildungen im Text. 1911.

Preis: 18 Mark.

Inhalt: Vorwort. — I. Untersuchungen über die Organismen der Luft (2 Abhandlungen). — II. Untersuchungen über den Kreislauf der Alkoholgärungspilze (4 Abhandlungen). — III. Andere Untersuchungen über Alkoholgärungspilze (22 Abhandlungen). — IV. Untersuchungen über Essigsäurebakterien (3 Abhandlungen). — V. Abhandlungen über die Methodik der Reinzucht (2 Abhandlungen). — VI. Verzeichnis der von Emil Chr. Hansen veröffentlichten Arbeiten.

Zeitschrift für Untersuchung der Nahrungs- und Genußmittel, Bd. 27, Heft 4.

Hansens bedeutsame theoretische Abhandlungen über Gärungspilze sind zum großen Teil in dänischer Sprache mit einem kurzen französischen Auszug veröffentlicht worden. Erst in den letzten Jahren sind die Arbeiten des Carlsberglaboratoriums im ganzen in französischer zum Teil auch in deutscher Sprache erschienen. Hansens Wunsch ist es daher schon zu Lebzeiten gewesen, sein Lebenswerk in einwandfreien deutschen Uebersetzungen zusammenzufassen. Der Tod hat dieses Vorhaben vereitelt und erst Hansens Schüler und Mitarbeiter Klöcker hat es jetzt verwirklicht. Das Buch enthält auf rund 600 Seiten die Untersuchungen über die Organismen der Luft, über den Kreislauf der Alkoholgärungspilze, über Hefen, Essigsäurebakterien und über die Reinzucht. Besonders umfangreich ist die Zahl der Arbeiten über die Hefenpilze. Es sind aufgenommen die Arbeiten über *Oidium lactis*, Rosahefen, Askosporenbildung und Sporenkeimung bei *Saccharomyces*, *Torula*, Bierkrankheiten, Variation der Hefen, Systematik der *Saccharomyceten*, das Verhalten der Hefen gegen verschiedene Zuckerarten. Die Abhandlungen sind zum großen Teil in voller Ausdehnung, zum Teil um Wiederholungen zu vermeiden, etwas gekürzt veröffentlicht. Die Uebersetzungen sind textlich sehr gut. Die Abbildungen sind die Originale der Hansenschen Arbeiten. Hansens Arbeiten sind für alle, die sich mit Gärungsorganismen zu beschäftigen haben, ein unentbehrliches Rüstzeug, und man kann Herausgeber und Verlag nur dafür dankbar sein, daß sie durch diese Sammelausgabe in deutscher Sprache die Benutzung der wertvollen Quellenarbeiten erleichtert haben. A. Spieckermann.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Handbuch der technischen Mykologie

**Für technische Chemiker, Nahrungsmittelchemiker,
Gärungstechniker, Agrikulturchemiker, Landwirte, Kulturingenieure,
Forstwirte und Pharmaceuten**

unter Mitwirkung der Herren

Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. Aderhold in Berlin, Reg.-Rat Dr. O. Appel in Berlin, Dr. G. Barth in München, Dr. A. Bau in Bremen, Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. J. Behrens in Dahlem bei Berlin, Prof. Dr. W. Benneke in Kiel, Prof. Dr. J. Brand in München, Prof. Dr. R. Burri in Zürich, Reg.-Rat W. Eitner in Wien, Prof. Dr. O. Emmerling in Berlin, Dozent Dr. H. Fischer in Bonn, Prof. Dr. M. Hahn in München, Ingenieur J. Hašek in Prag, Reg.-Rat Dr. L. Hiltner in München, J. Chr. Holm in Kopenhagen, Mag. scient. Hj. Jensen in Buitenzorg, Alb. Klöcker in Kopenhagen, Prof. Dr. A. Koch in Göttingen, Prof. Dr. R. Kolkwitz in Charlottenburg, Prof. Dr. K. Kroemer in Geisenheim a. Rh., Prof. K. Kruis in Prag, Dr. W. Kues in Wien, Prof. Dr. H. van Laer in Brüssel, Prof. Dr. G. Lindau in Berlin, Prof. Dr. P. Lindner in Berlin, Prof. Dr. R. Meissner in Weinsberg, Prof. Dr. W. Migula in Eisenach, Dr. P. Miquel in Paris, Prof. Dr. H. Molisch in Prag, Prof. Dr. H. Müller-Thurgau in Wädenswil, Dr. W. Omelianski in St. Petersburg, Dr. R. Rapp in München, Alb. Reichard in München, Dr. A. Reinsch in Altona, Reg.-Rat Dr. E. Rost in Berlin, Dr. W. Rullmann in München, Dr. A. Spieckermann in Münster i. W., Prof. Dr. K. Freiherr von Tubeuf in München, Prof. Dr. C. Wehmer in Hannover, Prof. Dr. H. Weigmann in Kiel, Dr. H. Wichmann in Wien, Prof. Dr. H. Will in München, Prof. Dr. S. Winogradsky in St. Petersburg.

herausgegeben von

Dr. Franz Lafar,

o. ö. Professor der Gärungsphysiologie und Bakteriologie an der k. k. Techn. Hochschule zu Wien

(Zweite, wesentlich erweiterte Auflage von Lafar, Technische Mykologie.)

Fünf Bände.

Preis des ganzen Werkes: 95 Mark 50 Pf., geb. 103 Mark.

Das Lafarsche Handbuch, dessen Abschluß seit einiger Zeit dringend erwartet wurde, liegt nunmehr fertig vor. Damit ist nun eine wissenschaftliche Arbeit vollendet, die, ursprünglich als Monographie von Professor Lafar geplant, die Kräfte eines einzelnen Bearbeiters überstieg und, zumal auch mit Rücksicht auf die großen Fortschritte der Mykologie, zu einem Sammelwerk aus der Feder zahlreicher Gelehrter ausgebaut werden mußte. Die Anerkennung der Kritik hat diesem Werke nie gefehlt; es wird nun, da es vollständig ist, von uneingeschränkter Brauchbarkeit sich erweisen und namentlich auch in allen Zweigen der Gärungsgewerbe als unentbehrlich empfunden werden.

Einteilung der fünf Bände:

- Bd. I. Allgemeine Morphologie und Physiologie der Gärungsorganismen. Mit 2 Tafeln und 95 Abbildungen im Text. 1904—1907.
Preis: 24 Mark, geb. 25 Mark 50 Pf.
- Bd. II. Mykologie der Nahrungsmittelgewerbe. Mit 37 Abbildungen im Text. 1905—1908.
Preis: 17 Mark, geb. 18 Mark 50 Pf.
- Bd. III. Mykologie des Bodens, des Wassers und des Düngers. Mit 10 Tafeln und 90 Abbildungen im Text. 1906. Preis: 18 Mark, geb. 19 Mark 50 Pf.
- Bd. IV. Spezielle Morphologie und Physiologie der Hefen- und Schimmelpilze. Mit 1 Tafel, 1 Tabelle und 123 Abbildungen im Text. 1905—1907.
Preis: 17 Mark, geb. 18 Mark 50 Pf.
- Bd. V. Mykologie der Tabakfabrikation, der Gerberei, der Obstverwertung, der Brauerei, der Brennerie und Preßhefefabrikation, der Weinbereitung und der Essigfabrikation. Mit 1 Tafel und 30 Abbildungen im Text. 1905—1914.
Preis: 19 Mark 50 Pf., geb. 21 Mark.

Preussische Buchdruckerei (Hermann Pöhl) in Jena.